

Leistungsabfall erlernter visuomotorischer Bewegungen

Auswirkungen von Extinktion durch Nichtgebrauch und
Interferenz durch Repetitionen ohne visuelles Feedback

Masterarbeit zur Erlangung des Masters in Bewegungs- und
Sportwissenschaften,
Departement für Medizin,
Universität Freiburg

Autor: Wälchli Michael

Referent: Prof. Taube Wolfgang
Ko-Referent: Dr. Leukel Christian

März, 2013

Vorwort / Dank

Die vorliegende Masterarbeit stellt die letzte Etappe meines Masterstudiums an der Universität Freiburg dar. Die Bewältigung dieser abwechslungsreichen und spannenden Etappe erforderte Hilfe und Unterstützung von verschiedenen Seiten. Als Erstes möchte ich Prof. Wolfgang Taube der Universität Freiburg danken, welcher mich bei der Themenwahl und während der Umsetzung der Studie stets mit seinem Wissen und seiner Hilfsbereitschaft unterstützt hat. Ebenfalls möchte ich meinen Ko-Betreuer Dr. Christian Leukel danken. Er war mit vor allem in der technischen Umsetzung und bei der Interpretation der Ergebnisse eine grosse Hilfe. Die Grundidee für diese Studie stammt von Raphael Schween aus Freiburg im Breisgau. Bei ihm möchte ich mich für sein Vertrauen im Hinblick auf die Durchführung der Studie und den hilfreichen Gespräche über Messungen und Auswertungen bedanken.

Ein grosser Dank geht an den Doktoranden Martin Keller der Universität Freiburg, an den ich mich bei Problemen oder Fragen jeglicher Art wenden konnte und immer einen kompetenten Ratschlag erhielt. Weiter möchte ich mich bei meinen Studienkollegen Jan Ruffieux, Marius Gottschalk und Benjamin Corpataux bedanken, welche mich während dieser Etappe oft inhaltlich unterstützt haben. Stephanie Falk gebührt ein Dankeschön für das Korrekturlesen der gesamten Arbeit. Zuletzt möchte ich allen Probanden danken, welche sich für diese Studie als Testpersonen zur Verfügung gestellt haben. Ohne ihre Teilnahme wäre diese Arbeit undenkbar gewesen.

Inhaltsverzeichnis

Vorwort / Dank.....	2
Zusammenfassung.....	5
1 Hintergrund und Ausgangslage.....	6
1.1 Lernen mit Vision und Propriozeption.....	7
1.2 Rolle des Feedbacks beim Erlernen einer Bewegung.....	10
1.2.1 Forward model.....	11
1.2.2 Inverse model.....	13
1.2.3 Feedback-error learning model.....	13
1.3 Speicherung von erlernten Bewegungen.....	15
1.3.1 Konsolidierung.....	15
1.3.2 Rekonsolidierung.....	18
1.3.3 Interferenz.....	20
1.4 Laufzeit und Leistungsabfall erlernter Bewegungen.....	25
2 Ziel und konkrete Fragestellung.....	30
3 Methode.....	31
3.1 Probanden.....	31
3.2 Studiendesign.....	31
3.3 Ablauf.....	32
3.3.1 Retentionsmessungen Gruppe A.....	33
3.3.2 Retentionsmessungen Gruppe B.....	33
3.4 Software.....	34
3.5 Statistisches Verfahren.....	34
4 Resultate.....	35
4.1 Eingewöhnungsphase.....	35
4.2 Baselinemessung.....	36
4.3 Trainingsphase.....	37
4.4 Retentionsphase.....	38
5 Diskussion.....	42

5.1 Analyse der Baselinemessung.....	42
5.2 Analyse der Trainingsphase.....	43
5.3 Einfluss des Feedbacks.....	44
5.4 Interferenz und die Störung der Konsolidierung.....	46
5.5 Auswirkungen auf den Leistungsabfall.....	48
5.6 Weiterführende Fragestellungen.....	50
5.7 Konkrete Verbesserungen der bestehenden Methode.....	51
6 Schlussfolgerungen.....	53
Literatur.....	56
Abbildungsverzeichnis.....	58
Tabellenverzeichnis.....	59
Persönliche Erklärung und Urheberrechtserklärung.....	60

Zusammenfassung

Das sensorische Feedback hat beim Erlernen, Ausführen und Adaptieren von Bewegungen eine grosse Bedeutung. Eine gestörte sensorische Übermittlung kann negative Konsequenzen für die Bewegungsausführung haben. Zu einer Verschlechterung einer erlernten Bewegung kann ebenfalls ein Nichtgebrauch über einen längeren Zeitraum führen. In der vorliegenden Studie wird untersucht, welche Auswirkungen die Extinktion durch Nichtgebrauch und Repetitionen ohne visuelles Feedback auf eine erlernte visuomotorische Bewegung haben.

Hierzu wurden 24 Probanden in zwei Gruppen eingeteilt. Diese erlernten in 30 Wiederholungen mit visuellem Endpunktfeedback eine visuomotorische Fahr-Zielbewegung. Danach führte eine Gruppe bis zehn Minuten nach dem Training alle zwei Minuten zwei Wiederholungen derselben Bewegung ohne visuelles Feedback durch, während die andere Gruppe eine zehnmünütige Pause einlegte. Nach zehn Minuten wurden die Testbedingungen für die Gruppen getauscht.

Die Analyse der Ergebnisse bei den Messzeitpunkten Baseline, 0', und 10' mittels zweifaktorieller ANOVA liefert signifikante Unterschiede ($p < 0.001$). Bei der Messzeitpunkt*Gruppe Interaktion ($p = 0.124$) konnte keine Signifikanz festgestellt werden.

Beide Mechanismen führen zu einem Leistungsabfall der erlernten visuomotorischen Bewegung. Bei beiden Gruppen wirken sich die Wiederholungen ohne visuelles Feedback negativ – aber wie oben erwähnt nicht signifikant unterschiedlich – auf die Leistung der erlernten Bewegung aus als die Pause. Dabei scheint die Kombination von zweiminütigen Pausen und den Repetitionen ohne visuelles Feedback besonders negativen Einfluss zu haben. Die vorliegende Studie zeigt, dass die Repetitionen ohne visuelles Feedback mit dem erlernten visuomotorischen Bewegungsmuster interferieren und zu einer Verschlechterung führen. Dies unterstreicht die Wichtigkeit eines korrekten und präzisen Feedback auch beim Behalten von gespeicherten Bewegungsmustern.

1 Hintergrund und Ausgangslage

Die Bewegungslehre gilt als bedeutendes Forschungsfeld sowohl für die Sportpraxis als auch für die Sportwissenschaft. In den vergangenen Jahrzehnten wurden unzählige Artikel und Bücher zu diesem Thema veröffentlicht. Dabei entstanden verschiedene Theorien; einige konnten sich im Laufe der Zeit durchsetzen, andere wurden wieder verworfen. Der Grossteil dieser Arbeiten und Theorien befasst sich vorwiegend mit dem Erlernen neuer Bewegungen. Gegen Ende des letzten Jahrhunderts wendete sich die Forschung vermehrt auch der Frage zu, welche Faktoren die Speicherung des Erlernten beeinflussen. In letzter Zeit wurde dem seit jeher bekannten Vorgang des Vergessens einer gelernten und gespeicherten Bewegung intensivere Beachtung geschenkt. Einige Bewegungsmuster, beispielsweise Rad fahren, Schlittschuh laufen oder das Lenken eines Automobils, bleiben auch bei Nichtverwendung über eine längere Zeitdauer erhalten, wohingegen andere, nicht alltägliche und selten verwendete Bewegungsmuster schnell wieder vergessen gehen.

Mit der vorliegenden Arbeit werden zwei Mechanismen, welche zu einem Leistungsabfall einer erlernten visuomotorischen Bewegungen beitragen können, untersucht. Beim ersten handelt es sich um den Leistungsabfall durch den Nichtgebrauch (Extinktion). Der zweite Mechanismus untersucht den Einfluss des Feedback bei Repetitionen nach dem Training (Interferenz). Deshalb liegt zu Beginn des folgenden Kapitels der Fokus auf dem visuellen und dem propriozeptiven Kanal, da nur diese beiden für die durchgeführte Studie von Bedeutung sind. Um die Lern- und Vergessensmechanismen genauer zu verstehen wird anschliessend das Zusammenspiel von Sensorik, motorischem Kommando und der Vorhersage von einzelnen Bewegungen genauer unter die Lupe genommen. Danach wird analysiert, wie die gelernten Bewegungen gespeichert werden. Abgeschlossen wird die Einführung mit einem Blick auf Vergessenskurven erlernter Bewegungen, wobei auch in diesem Abschnitt dem Feedback eine tragende Rolle zuteil wird.

Vorneweg gilt es zu beachten, dass nachfolgend wissenschaftliche Studien zitiert werden, welche sich teilweise mit adaptiven Bewegungen in einem dynamischen Umfeld auseinandersetzen. Dies aus dem Grund, weil in einigen Gebieten keine Studien mit Bewegungen ohne Adaptation gefunden werden konnten. Ergebnisse von Studien mit dynamischer Umwelt können nur bedingt für eine ungestörte Bewegung übernommen werden, da Adaptationsbewegungen wahrscheinlich anders verarbeitet werden.

1.1 Lernen mit Vision und Propriozeption

Lernen ist nicht nur für den Sport oder Bewegungen im Allgemeinen von Wichtigkeit, wir lernen überall und auf den verschiedensten Gebieten. Es ist deshalb logisch, dass sich sehr viel literarisches Material zu jeglichen Aneignungsformen neuer Fähigkeiten und Fertigkeiten finden lässt. Dieses Kapitel beschränkt sich auf die für die vorliegende Arbeit relevanten Bereiche und behandelt deshalb vor allem die Rolle der Sensorik während des Lernprozesses. Im Vordergrund stehen die Vision und die Propriozeption, da die Probanden mit einer visuomotorischen Bewegung getestet werden.

Erkenntnisse zum Lernvorgang konnten in der Vergangenheit mit visuellen Aufgaben gemacht werden. In einer Studie (Karni & Sagi, 1993) stellte sich nach einem starken Anstieg der Leistung zu Beginn in der Folge relativ schnell eine Sättigung ein. Der Anstieg konnte nur im ersten Training, wenn die Probanden noch keine Erfahrung mit der Aufgabe hatten, beobachtet werden. In den kommenden Trainingsblöcken blieb die Leistung hingegen stabil. Bis acht Stunden nach dem Training konnte keine Verbesserung der Leistung mehr eruiert werden (latente Phase). Erst am nächsten Tag konnten neue Fortschritte nachgewiesen werden, wobei Trainingseinheiten während der latenten Phase keinen Einfluss auf diese Fortschritte hatten. Sobald die Leistungen nach der latenten Phase auf dieses höhere Level angehoben wurden, konnten sie auch über Monate gespeichert werden. Die Autoren postulieren aufgrund dieser Fakten, dass zwei verschiedene Prozesse für das perzeptuelle Lernen infrage kommen. Das schnelle Lernen zeichnet sich durch einen raschen Anstieg der Leistung aus, kommt aber auch bald einmal an eine Leistungsgrenze. Beim langsamem Prozess hingegen steigt die Leistung nicht merkbar während der latenten Phase und die Leistung wird so nochmals auf ein höheres Niveau gehoben.

Ebenfalls zwei Lernprozesse postuliert eine Studie (Smith et al., 2006), welche sich mit motorischen Adaptionen auf Störungen befasst. Die Probanden mussten einen Roboterarm mit mechanischen Störungen möglichst genau steuern. Das visuelle Feedback der Bewegung erhielten sie als Punkt auf einem Bildschirm übermittelt, wohingegen die Sicht auf ihren Arm verdeckt war. Während den ersten Minuten beim Erlernen dieser Adaptationsaufgabe konnten zwei verschiedene Prozesse beobachtet werden. Ein Mechanismus korrigiert Fehler nur in geringem Ausmass, behält aber die Informationen über die Zeit gut gespeichert. Im Gegensatz dazu reagiert der andere Lernprozess stark auf Fehler, hat jedoch eine schlechte Retention.

Die Autoren kommen anhand dieser Fakten zu der Meinung, dass motorische Adaptationen in mindestens zwei verschiedenen neuronalen Systemen verarbeitet werden, welche bei Fehlern unterschiedliche Sensitivität zeigen. Durch diese Sensitivität sind die Informationen der Sensoren von Bedeutung, da Fehler zu anderen Ergebnissen führen können.

Anhand dieser beiden Studien scheint es schwierig die Lernkurve für eine neue Aufgabe vorherzusagen. Die Informationen, welche der Mensch vom sensorischen System erhält, spielen dabei eine wesentliche Rolle. Werden neue Arm- und Handbewegungen erlernt, stammen die sensorischen Informationen in der Regel von den visuellen und propriozeptiven Sensoren. Bereits vor langer Zeit wurde versucht die Mechanismen und Verarbeitungsweisen dieser zwei Informationsquellen zu ergründen. Im Jahre 1880 stellten Bowditch & Southard fest, dass die Position der Hand im Raum sofort schlechter eingeschätzt werden kann, sobald die visuelle Information fehlt (Bowditch & Southard, 1880). Die Abweichungen wurde durch die fehlende Kalibrierung der Handposition durch den visuellen Sinn begründet. Neuere Studien konnten dieser Erkenntnis jedoch widersprechen. In einer Studie (Desmurget et al., 2000) mussten die Probanden in Experimenten entweder die Position ihrer nicht sichtbaren Hand lokalisieren, indem sie mit der anderen Hand mittels Joystick einen Cursor bewegten, oder sollten visuelle Ziele mit der Hand treffen, wobei die Hand für die Probanden nicht sichtbar war. Beim ersten Experiment gab es keinen Unterschied in der Zielgenauigkeit unmittelbar nach dem Positionieren der Hand oder zehn Sekunden danach. Beim zweiten Experiment wurde die nicht sichtbare Hand vom Examinator beim Ausgangspunkt platziert und die Probanden mussten entweder gleich anschliessend oder nach 15 Sekunden mit dem Finger auf einen visuellen Zielpunkt zeigen. Auch hier konnten keine Unterschiede durch die Zeitverzögerung beobachtet werden. Deshalb gehen die Autoren davon aus, dass durch das Ausschalten des visuellen Sinns sich die Stellung im Raum durch die Propriozeption nicht sofort verändert.

Bei Aufgaben, bei welchen die Probanden eine bestimmte Strecke fahren mussten, konnte ohne visuelles Feedback Stabilität in der Richtung und der Distanz beobachtet werden (siehe Abbildung 1). Hierfür mussten die Probanden Testblöcke mit je 75 Repetitionen der Bewegung mit sichtbarem Start und Ziel ausführen. Die Position des Fingers wurde mittels Cursor auf einen Bildschirm übertragen und nur während den ersten fünf Wiederholungen jedes Testblocks gezeigt. In den restlichen 70 Wiederholungen wich die von den Probanden gewählte Startposition im Schnitt um 8cm von der ursprünglichen Position ab. Diese Verschiebung variierte systematisch mit der Bewegungsrichtung. Trotz der falsch gewählten Startposition

blieb die Bewegung während den 70 Versuchen ohne visuelles Feedback wie bereits erwähnt relativ stabil. Aus diesen Gründen scheint die Propriozeption auch nach längerer Zeit ohne visuelles Feedback eine zuverlässige Quelle zu sein, allerdings zeigen sich Unterschiede im Halten der Position und bei einer spezifischen Fahrbewegung mit der Hand (Brown et al., 2003).

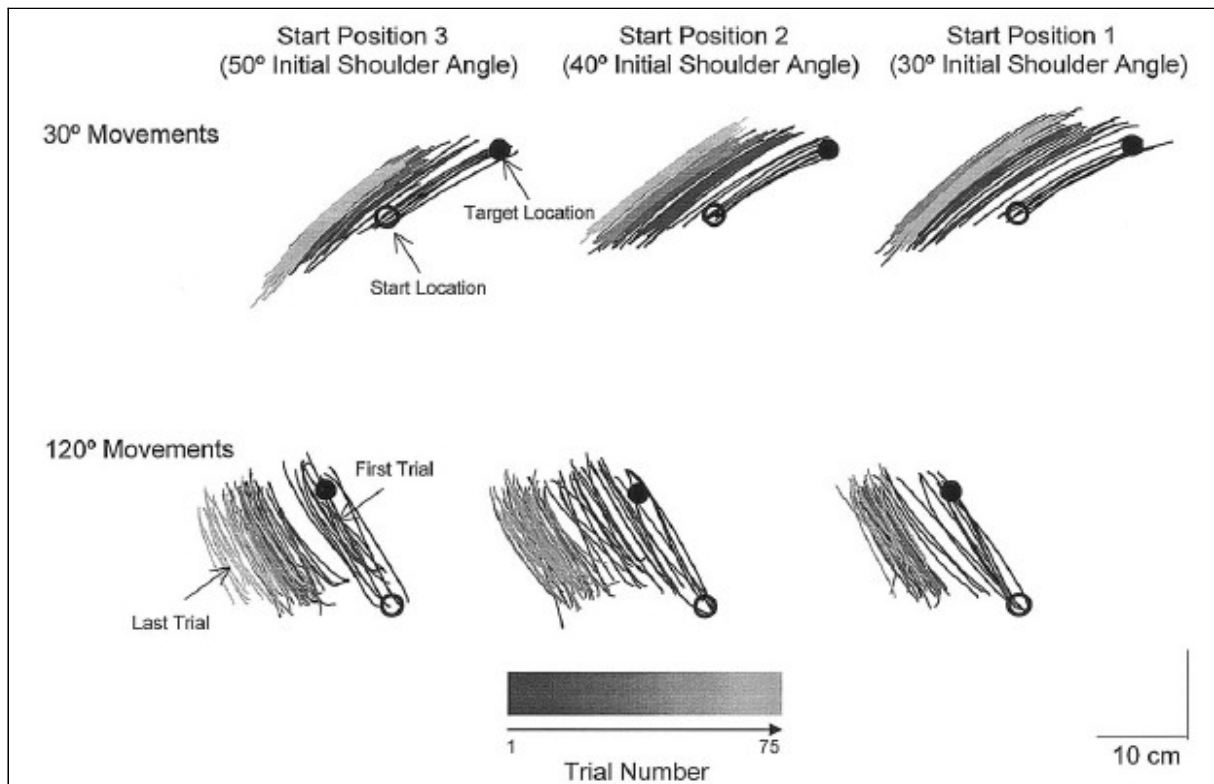


Abb. 1: Series of 70 hand paths produced by 1 participant (S5) in each start location and movement direction. *Top*: 30° movement paths. *Bottom*: 120° movement paths. In each plot, the prescribed start location is shown as an open circle, and the target location is shown as a closed circle. Progression of trials over time is represented by the gray shade of the path, where early trials are darker than late trials. Movements with visual feedback about fingertip position are drawn in black (Brown et al., 2003).

In statischen Situationen kann sich der Körper demnach auf die Propriozeption verlassen. Doch ist auch eine adäquate Adaptation ohne visuelles Feedback in einer dynamischen Umwelt möglich? Um dies zu testen, mussten Probanden in statischer oder mittels Kraftfeld verursachter dynamischer Umgebung mit und ohne visuelles Online-Feedback eine Fahrbewegung zu einem definierten Ziel hin lernen. Bei Online-Feedback wird den Probanden die Position während der gesamten Bewegungsausführung gezeigt. Eine andere Form ist das Endpunkt-Feedback, bei der die Position nur am Ende der Fahrt angezeigt wird. Das Endpunkt-Feedback wurde den Versuchspersonen in beiden Testsituationen übermittelt. Die Resultate

der Studie zeigen, dass die Probanden in beiden Umgebungen mit oder ohne visuelles Online-Feedback die Bewegung erlernen und entsprechend adaptieren konnten. Das visuelle Feedback während der Bewegung führte zu einer zielgerichteteren Verschiebung und einer signifikant tieferen Endpunktvariabilität im Vergleich mit den Versuchen ohne Online-Feedback (Franklin et al., 2007).

1.2 Rolle des Feedbacks beim Erlernen einer Bewegung

Trotz der Tatsache, dass sich der Mensch vor allem auf seinen Sehsinn verlässt, weisen die oben beschriebenen Studien auch dem propriozeptiven Kanal gute Fähigkeiten beim Erlernen oder Adaptieren neuer Bewegungen zu. Da wir bei unseren Entscheidungen meistens nicht nur eine sensorische Quelle verwenden, muss der Körper einen Weg finden, die Information aus beiden (oder auch aus mehreren) Quellen adäquat miteinander zu kombinieren. Dass diese Kombination nicht in jeder Situation und Bewegung standardisiert abläuft, konnten Van Beers, Wolpert, & Haggard (2002) aufzeigen. Mit einem Adaptationsparadigma konstruierten sie für den visuellen und den propriozeptiven Sinneskanal unterschiedliche Aufgaben beim Lokalisieren eines vorgegebenen Punktes. Anhand dieser Tests konnten sie feststellen, dass sich der Mensch in Azimut, also links – rechts, stärker auf seinen Sehsinn verlässt, wohingegen in der Tiefe, also weit – nah, die propriozeptiven Daten bevorzugt werden. Um die Ungenauigkeit der Endpunktschätzung zu minimieren wird jede Quelle nach ihrer Genauigkeit gewichtet. Die Propriozeption ist demnach für das bestimmen einer Position in der Tiefe besser geeignet als der Sehsinn.

Nicht nur die richtige Gewichtung der zur Verfügung stehenden sensorischen Informationsquellen stellt eine grosse Herausforderung für den menschlichen Körper dar. Die Messgenauigkeit der sensorischen Organe ist begrenzt und die Übermittlung der Daten über die Nerven ist ungenau (noisy) und zeitverzögert. Ebenfalls können die motorischen Befehle nicht störungsfrei an die Muskeln geleitet werden und letztlich stellt auch die variable Umwelt, in welcher der Körper operiert, eine Schwierigkeit dar, da das sensomotorische System dauernd aktualisiert werden muss. Bays & Wolpert (2007) schlagen dafür zwei Theorien vor. Für die Auswahl aus verschiedenen Modalitäten entwarfen sie die optimale Integration, bei welcher die Informationsquellen, wie bei Van Beers et al. beschrieben, anhand ihrer Varianz gewichtet werden. Und um den anderen Fehlerquellen entgegen zu wirken, werden die sensorischen In-

puts mit Erfahrungen kombiniert. Diese Kombination wird Bayesische Integration genannt und optimiert durch diese Kombination die Schätzung eines Zustandes.

Während dem Erlernen oder Ausführen einer Bewegung ist das gesamte Zusammenspiel von sensorischen Inputs und motorischen Outputs zentral. Dabei wird die Transformation von einem motorischen Kommando zum sensorischen Resultat von den physikalischen Eigenschaften der Umgebung, dem Bewegungsapparat und den sensorischen Rezeptoren geregelt. Die Rücktransformation der Informationen der Sensoren zu motorischen Kommandos geschieht im zentralen Nervensystem (ZNS). Erstaunlicherweise basiert vieles in der ganzen Komplexität der menschlichen Bewegungen nur auf diesen zwei Transformationen. Da diese Umwandlungen in der Realität sehr komplex sind, wurden interne Modelle kreiert um die Mechanismen besser beschreiben zu können. Der Transfer von Motorik zu Sensorik wird als „forward model“ bezeichnet, da hier der kausale Zusammenhang zwischen der Aktion und der zu erwartenden Auswirkungen analysiert wird. Modelle, welche die andere Richtung, von den gewünschten Konsequenzen zu den dafür benötigten Aktionen laufen, werden „inverse models“ genannt (Wolpert & Ghahramani, 2000).

1.2.1 Forward model

Die Entstehung dieses Modells liegt in der Analyse sakkadischer Augenbewegungen. Damit wir unsere Umgebung auch bei einer schnellen Kopfbewegung scharf wahrnehmen können, müssen die Augen sehr schnell das Ziel anvisieren können. Zielbewegungen des menschlichen Auges können kürzer als 80 Millisekunden (ms) sein. Diese Geschwindigkeit stellt für den Verarbeitungsprozess ein erhebliches Problem dar, da das sensorische Feedback eine Dauer von 100-300ms aufweist und somit zu langsam ist um die Augen in der geforderten Zeit richtig einstellen zu können. Aufgrund dieser Fakten hat man erstmals angenommen, dass die Bewegungen anhand der Konsequenzen, die ein forward model vorhersagt, gesteuert werden. Doch nicht nur das zeitverzögerte Eintreffen der sensorischen Informationen wird durch ein forward model umgangen, sondern auch die Reafferenzen werden damit herausgefiltert (siehe Abbildung 2). Das sogenannte Reafferenzprinzip ermöglicht es dem ZNS erwartete Reize auszublenden. Dafür wird eine Kopie des motorischen Befehls, eine sogenannte Efferenzkopie, abgelegt und in Zusammenarbeit mit dem aktuellen Zustand wird eine Vorhersage des sensorischen Feedbacks erstellt. Sobald die Bewegung gestartet wird, wird die abgelegte Efferenzkopie dauernd mit der reafferenten Antwort verglichen. Sofern diese identisch

sind, liegt kein Fehler vor und die Bewegung wird nicht korrigiert. Sind die beiden unterschiedlich, wird die Diskrepanz (Exafferenz) berechnet und dazu verwendet, beim nächsten Durchlauf die Bewegung entsprechend anzupassen. Dieses Reafferenzprinzip zeigt sich sehr schön im Beispiel des Kitzelns. Bei gesunden Menschen fühlt es sich deutlich weniger intensiv an, wenn sie sich selbst kitzeln. Durch die Efferenzkopie sind sie darauf vorbereitet, was sie erwartet. Ein weiteres Beispiel für die Funktion eines forward models soll mit einer einfachen Handbewegung gezeigt werden. Bewegt sich die Hand und das menschliche System schätzt die Position und die Geschwindigkeit dieser richtig ein, dann stimmt der motorische Befehl mit dem vorausgesagten Zustand des forward model überein. Stört nun ein unvorhergesehenes Ereignis die Bewegung der Hand, dann stimmt die Vorhersage nicht mehr mit dem aktuellen Zustand überein. Nach der sensomotorischen Verspätung bei der Übertragung des Feedbacks erneuert das forward model die Schätzungen, indem es die Informationen aus dem motorischen Befehl und dem sensorischen Feedback vergleicht (Shadmehr et al., 2010).

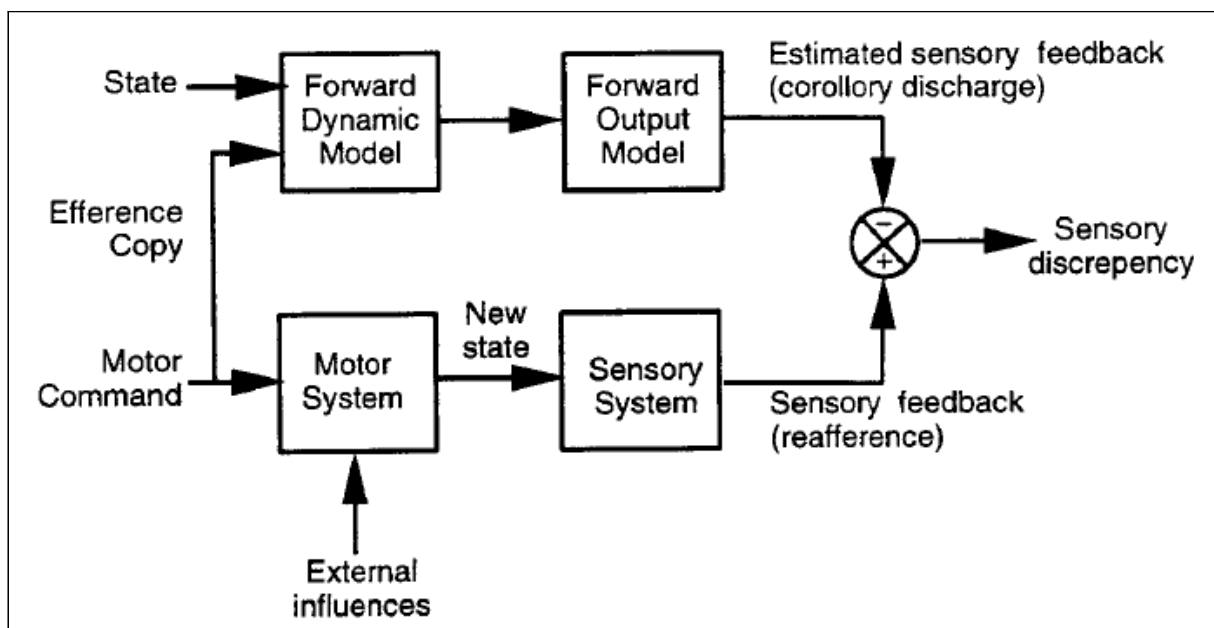


Abb. 2: Forward models are necessary to cancel reafferent inputs. The forward dynamic and output models (upper row) generate an estimate of reafference; the difference between this estimate and the actual reafferent inputs signals (bottom row) can inform the CNS about external events. This sensory discrepancy signal is also useful for training models (Wolpert & Miall, 1996).

Eine Studie (Wagner & Smith, 2008) hat sich intensiv mit unvorhersehbaren Störungen bei Armbewegungen befasst. Die Fahrgeschwindigkeit der Hand wurde hierfür mit einem Roboterarm, welcher unerwartetes Bremsen oder Beschleunigen provozierte, gestört. Die Proban-

den konnten nach einiger Zeit auch angepasst auf Störungen reagieren, die sie noch nie zuvor trainiert hatten. Anhand dieser Daten gehen die Autoren davon aus, dass ein geschickter Feedbackkontroller automatisch Antworten auf die aktuelle Aufgabe generieren kann, wobei er sich die Informationen aus den zuvor gelernten Veränderungen der internalen Modellen holt. Damit dies möglich ist, muss das Feedbacksystem mittels forward model die Geschwindigkeit der Bewegung ohne Verzögerung vorhersagen können.

1.2.2 Inverse model

Im Gegensatz zum forward model, welches versucht die sensorischen Konsequenzen vorherzusagen, erzeugt das inverse model anhand des gewünschten und aktuellen Zustandes den entsprechenden motorischen Befehl (siehe Abbildung 3). Das inverse model wurde erstmals 1987 von Kawato, Furukawa, & Suzuki beschrieben. Beim Erlernen neuer Bewegungen erwirbt das ZNS ein inverse model. Wenn dieses exakt rechnet, wird der neu erreichte Zustand dem gewünschten Zustand entsprechen. Aufgrund eines inverse models kann beispielsweise der Arm trotz der vielen verschiedenen Möglichkeiten an Weg, Kraft und Dauer eine bestimmte Bewegungsanforderung mit geringem mechanischem Aufwand lösen (Wolpert et al., 1998).

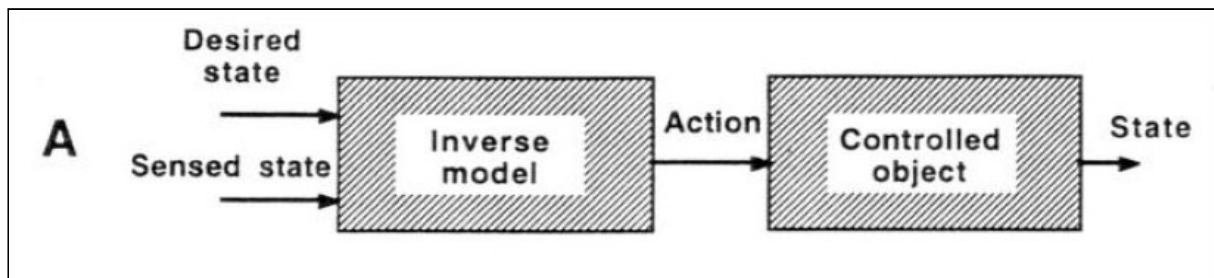


Abb. 3: Here the model transforms a goal, or desired state, into a motor command, or action. The action shifts the controlled object into a new state, which will be close to the desired state if the inverse model is accurate (Miall et al., 1993).

1.2.3 Feedback-error learning model

Forward und inverse model laufen einzeln für sich immer durch ihren Regelkreis und werden wie erwähnt angepasst, sobald das Vorhergesagte oder Gewünschte nicht mehr mit der Realität übereinstimmt. Sie laufen zudem beide immer gleichzeitig ab und sind voneinander abhängig, da das Endprodukt des einen Modells für den Start des anderen von Bedeutung ist. Die

Informationen, welche sich aufgrund der Interaktion mit der variierenden Umwelt dauernd verändern, stammen für beide Modelle aus der Sensomotorik. Die internalen Modelle müssen sich deshalb an die Veränderungen anpassen können. Dabei wird die Differenz des vorhergesagten und des aktuellen sensorischen Feedbacks verwendet um das vorhersagende Model zu aktualisieren. Wenn wir beispielsweise einen Ball aufgrund eines fehlerhaften forward model nicht fangen können, wissen wir danach nicht wie wir unsere Muskelaktivität verändern müssen. Wir erhalten nur die sensorische Diskrepanz, welche in ein motorisches Signal umgewandelt werden muss, bevor wir unser inverse model entsprechend adaptieren können. Eine Lösung für dieses Problem bietet das in Abbildung 4 gezeigte feedback-error learning model (Kawato et al., 1987). Mit Hilfe eines forward model wird eine Vorhersage gemacht, wie der Zustand nach der Bewegung sein wird. Diese Schätzung wird mit dem gewünschten Zustand verglichen und die Diskrepanz daraus berechnet. Der an die Muskeln gesendete motorische Befehl besteht aus der Summe der motorischen Befehle aus dem Feedbackkontroller und einem adaptiven inverse model. Sobald nun keine Diskrepanz zwischen vorhergesagtem und gewünschtem Zustand vorliegt, hört der Feedbackkontroller auf einen motorischen Befehl zu senden und das inverse model läuft perfekt. Somit kann der Output des Feedbackkontroller als Fehlersignal angesehen werden, welches benötigt wird um das inverse model zu trainieren (Wolpert & Ghahramani, 2000). Neurophysiologisch konnte dieser Lernmechanismus im Cerebellum bei einer simplen Augenreflexbewegung nachgewiesen werden (Shidara et al., 1993).

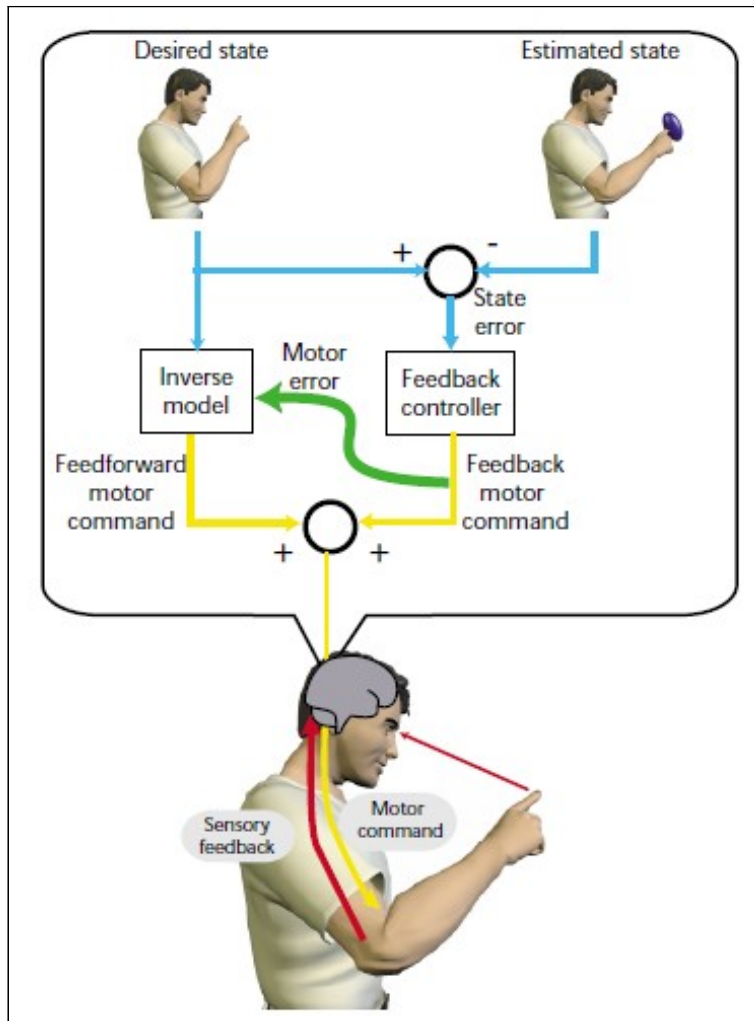


Abb. 4: A schematic of feedback-error learning. The aim is to learn an inverse model that can generate motor commands given a series of desired states. A hard-wired and low-gain feedback controller is used to correct for errors between desired and estimated states. This generates a feedback motor command that is added to the feedforward motor command generated by the inverse model. If the feedback motor command goes to zero, then the state error, in general, will also be zero. Therefore the feedback motor command is a measure of the error of the inverse model and is used as the error signal to train it (Wolpert & Ghahramani, 2000).

1.3 Speicherung von erlernten Bewegungen

Die Hirnforschung und auch die Psychologie ist seit jeher daran interessiert, wie Wissen gespeichert wird. Jeder Mensch macht die Erfahrung, dass gewisse Inhalte nie mehr verlernt werden, andere hingegen gehen rasch wieder vergessen. Für die Bewegungsforschung ist dieser Aspekt der unterschiedlichen Speicherung ebenfalls von Bedeutung. Nachfolgend sollen wissenschaftliche Studien vorgestellt werden, welche sich mit der Speicherung von Bewegungen auseinandersetzen.

1.3.1 Konsolidierung

Lernen wir eine neue Bewegung oder nehmen wir neues Wissen auf, sind diese Informationen zu Beginn noch fragil und anfällig für Störungen durch in Konflikt stehende andere Inhalte.

Werden die neu aufgenommenen Inhalte während einer längeren Zeit in Ruhe gelassen findet währenddessen eine Konsolidierung statt, wobei ein stabiler und gegen Störungen resistenter Status erreicht wird. Die Konsolidierung von motorischen Bewegungen konnte schon im Reflexlernen, für sequenzielle Fingertappingaufgaben und auch für Greifbewegungen nachgewiesen werden (Krakauer & Shadmehr, 2006). Die Konsolidierung einer Greifbewegung zeigt eine Studie (Shadmehr & Brashers-Krug, 1997) anhand der Bildung zweier verschiedener inverse models durch ein gut charakterisiertes Kraftfeld-Adaptationsparadigma. Dazu mussten die Probanden ihre Greifbewegung zuerst in einem im Uhrzeigersinn drehenden Kraftfeld adaptieren. Die Probanden waren imstande das Gelernte zu speichern, denn bei einer erneuten Durchführung der selben Aufgabe nach Stunden oder Tagen lernten sie schneller und konnte die Aufgabe präziser lösen. Die erlernte Adaption konnte jedoch nicht gespeichert werden, wenn dazwischen die gleiche Bewegung mit im Gegenuhrzeigersinn drehenden Kraftfeld ausgeführt wurde. War die Pause zwischen dem ersten und dem zweiten Training (mit in anderer Richtung drehendem Kraftfeld) grösser als vier bis sechs Stunden konnte das Gelernte konsolidiert werden. Diese Resultate zeigen beim Lernen einer Adaptationsbewegung eine retrograde Interferenz. Damit ist gemeint, dass die zweite Aufgabe die Speicherung der vorangehend gelernten ersten Aufgabe verhindert, was gleichbedeutend mit einer Störung des Konsolidationsprozesses ist. Interferiert die zweite Aufgabe mit dem Wiederlernen der ersten Aufgabe, wird dies anterograde Interferenz genannt (Krakauer et al., 2005).

Weitere Ergebnisse zur Konsolidierung von Greifbewegungen zeigt eine Studie von Criscimagna-Hemminger & Shadmehr aus dem Jahr 2008. Hierfür trainierten die Probanden eine in nur einer seitlichen Richtung rechtwinklig zur Bewegungsline gestörte Fahrbewegung solange bis sie ein asymptotisches Level (384 Wiederholungen) erreicht hatten (Aufgabe A). Nach unterschiedlich langen Pausen wurde die Bewegung mit 30 error-clamp Versuchen wieder reaktiviert. Der zu führende Stift folgte bei diesen error-clamp Versuchen genau der vorgegebenen Bewegung, womit der motorische Output der Probanden rechtwinklig zur Bewegungsrichtung gemessen werden konnte. Erstens konnten die Autoren beobachten, dass die Präzision der Greifbewegung ohne Wiederholungen mit der Zeit (24h) abfällt. Wurde der gespeicherte Inhalt andererseits mit Repetitionen reaktiviert, blieb die Leistung in der Folge auf diesem Niveau resistent und verminderte sich nicht weiter. Die Resistenz war im Gegensatz zum Niveau nicht abhängig von der Pausendauer. In einem zweiten Experiment wurden direkt nach der Aufgabe A zusätzlich 20 Versuche absolviert, wobei die Störung bei diesen Versuchen auf die

andere seitliche Richtung ausfiel (Aufgabe B). Bei diesen 20 Wiederholungen machten die Probanden grosse Fehler und brachten sich auf das Ausgangsniveau (Baseline) zurück, was ein Indiz für Verlernen oder Löschen der Speicherung sein könnte. Wurden die Probanden gleich anschliessend mit den 30 error-clamp Versuchen getestet, verbesserte sich der motorische Output über diese 30 Versuche vom Ausgangsniveau bis zur gleichen Leistung wie bei den Probanden, welche nur Aufgabe A absolviert hatten. Deshalb gehen die Autoren davon aus, dass die grossen Fehler bei Aufgabe B kein Verlernen der asymptotisch erlernten Bewegung A provozieren. Vielmehr wird eine neue Erinnerung gespeichert, welche in Konkurrenz steht mit der ersten. Als drittes Experiment wurden die 30 error-clamp Versuche zehn Minuten nach der Aufgaben B absolviert. Dabei zeigten sich andere Speichermechanismen als bei Experiment zwei und deshalb scheint die Speicherung der neuen Erinnerung (Aufgabe B) mit der Zeit an Stabilität zu gewinnen.

Bereits die zwei oben aufgeführten Studien kommen hinsichtlich der Konsolidierung von Adaptationsbewegungen zu unterschiedlichen Schlussfolgerungen. Die Resultate der Studie von Shadmehr & Brashers-Krug wurden mit wenig Erfolg versucht zu reproduzieren (Bock et al., 2001; Caithness et al., 2004; Goedert & Willingham, 2002). Bei diesen Experimenten konnte für visuomotorische Aufgaben viel mehr eine flache Steigung der Interferenzerscheinung beobachtet werden. Dabei interferiert die zweite Aufgabe mit der Speicherung der ersten Aufgabe unabhängig der Pausendauer. Die Studie von Bock et al. (2001) konnte Interferenz durch die zweite Aufgaben auch nach einem Monat Pause zwischen den verschiedenen Bewegungen nachweisen. Bei der Studie von Goedert & Willingham (2002) wurde die Interferenz immer grösser je länger die Pause zwischen den beiden Aufgaben war. Aufgrund dieser unregelmässigen Ergebnisse monieren einige Autoren, dass bei visuomotorischen Aufgaben keine Konsolidierung stattfindet (Krakauer & Shadmehr, 2006). In einer anderen Studie (Krakauer et al., 2005) wurde eine neue Hypothese zur Konsolidierung von visuomotorischen Aufgaben entworfen. Die Autoren meinen, dass anterograde Effekte das Abholen von gespeicherten Daten verhindern und somit den Konsolidierungsprozess nicht nachweisbar machen. In Tests wurden die Probanden in sogenannten washout-Blöcken (gleiche Bewegung wie Baseline) von anterograden, also zeitlich nach vorne gerichteten, Effekten befreit um die Störung des Wiederlernens der ersten Aufgabe durch die zweite zu verhindern. Dabei wurde bei den ersten Trainingsversuchen einer Fahrzielbewegung der Cursor auf dem Bildschirm um 30° im Uhrzeigersinn zur verdeckten Hand rotiert. In Tests ohne washout-Block interferierte ein zweiter

Trainingsblock mit einer Rotation von 30° im Gegenuhrzeigersinn noch nach 24 Stunden mit der ersten Aufgabe. In einem weiteren Experiment folgten vor allen Lernblöcken ein washout um mögliche anterograde Effekte auszuschalten. Interferenz konnte beobachtet werden wenn der zweite Trainingsblock mit der Gegenrotation nach fünf Minuten durchgeführt wurde, jedoch blieb die Interferenz aus wenn die Probanden den zweiten Block erst nach 24h absolvierten. In einem weiteren Test wurden die washout-Blöcke beibehalten und zusätzlich noch die Anzahl Wiederholungen im ersten Trainingsblock verdoppelt, wobei dadurch die Gegenrotation auch nach fünf Minuten keine Interferenz mehr auslöste. Aus diesen Gründen meinen die Autoren, dass durch die Elimination von anterograden Effekten die Konsolidierung von visuomotorischen Aufgaben sowohl über die Pausendauer als auch über vergrössertes Trainingsvolumen der ersten Aufgabe möglich ist.

1.3.2 Rekonsolidierung

Bei häufig gesehenen Personen bemerken wir äusserliche Veränderungen kaum, wohingegen bei Menschen, die wir über einen längeren Zeitraum nicht mehr gesehen haben, uns die Veränderungen sofort ins Auge stechen. Dies ist ein alltägliches Beispiel dafür, dass unser Hirn die interne Repräsentation von Erinnerungen bei jeder Verwendung aktualisiert. Beim Erlernen einer Bewegung ist diese Aktualisierung der Erinnerung, oder eben Rekonsolidierung, noch entscheidender, denn die meisten motorischen Fertigkeiten werden über einen längeren Zeitraum angeeignet. Dabei gilt es allerdings zu beachten, dass die Reaktivierung eines bereits konsolidierten Gedächtnisinhaltes diesen wieder fragil machen kann. Obwohl sich die Forschung schon seit einigen Jahren mit der Rekonsolidierung befasst, ist die Fähigkeit des Hirns, existierende Erinnerungen zu modifizieren, noch nicht abschliessend geklärt (Birbaumer, 2010).

Da bei Menschen im Gegensatz zu Tieren nicht invasiv im Hirn geforscht werden kann, hat sich eine Studie (Censor et al., 2010) mit nichtinvasiver Hirnstimulation und Rekonsolidierung befasst. Als nichtinvasive Stimulation wurde repetitive transkranielle Magnetstimulation (rTMS) verwendet, die gewissermassen ein Knockout einzelner Hirnareale verursachen kann (mehr zu rTMS siehe Hallett, 2000). Die Teilnehmer mussten dafür sequenzielle Fingertappingaufgaben an drei aufeinanderfolgenden Tagen ausüben. Ohne rTMS verbesserte sich die Leistung von Tag 1 zu Tag 2 und auch von Tag 2 zu Tag 3. Dieser Leistungszuwachs während der Pause gilt als Beweis für die Konsolidierung der gespeicherten Daten. In einem zwei-

ten Test wurde der primäre Motorkortex mit rTMS nach den Repetitionen am zweiten Tag stimuliert. Die Stimulation dauerte 15 Minuten und wurde während zusätzlichen Versuchen der selben Aufgabe durchgeführt. Durch diese Bewegungsausführungen am zweiten Tag werden die für die Rekonsolidierung benötigten Gedächtnisspuren reaktiviert. Die Störung durch rTMS während dem fragilen Zustand blockierte allerdings eine weitere Stabilisierung der Erinnerungen, denn diese Probanden machten von Tag 2 zu Tag 3 keine signifikanten Fortschritte mehr. Ebenfalls erstaunliche Ergebnisse auf diesem Gebiet konnte eine Studie (Baraduc et al., 2004) zeigen, welche den Einfluss von rTMS auf den Konsolidierungsprozess entweder einer ballistischen Fingerabduktionsübung oder einer Adaptionübung in einem dynamischen Kraftfeld untersuchte. Gleich nach dem Training der Übungen wurde der primäre Motorkortex während 15 Minuten mit rTMS stimuliert. Die Speicherung der ballistischen Fingerabduktionsbewegung erlitt durch die Stimulation starke Störungen, wohingegen die Speicherung der Adaptationsbewegung nicht beeinflusst wurde. Die Autoren gehen deshalb davon aus, dass Adaptationsaufgaben ausserhalb des primären Motorkortex gespeichert werden.

Eine weitere Studie, welche sich mit einer sequenziellen Fingertappingaufgabe beschäftigte, konnte die Fragilität bei der Rekonsolidierung schön aufzeigen (siehe Abbildung 5). Dafür lernten die 16 Probanden der Gruppe 7 am Tag 1 eine erste Fingertappingaufgabe. Beim Test derselben Aufgabe am nächsten Tag (24 Stunden später) schnitten sie sowohl in der Geschwindigkeit als auch in der Fehleranfälligkeit signifikant besser ab. Gleich anschliessend lernten die Probanden eine zweite, in der Sequenz veränderte Fingertappingaufgabe. Wurde diese zweite Aufgabe 24 Stunden später getestet, zeigten sich ebenfalls in Geschwindigkeit und Fehleranfälligkeit signifikante Verbesserungen. Wurde jedoch die erste Aufgabe am dritten Tag getestet schnitten die Probanden in der Fehleranfälligkeit signifikant schlechter ab als am zweiten Tag. Bei der Geschwindigkeit war ebenfalls eine Verschlechterung zu beobachten, allerdings ohne Signifikanz. Diese Ergebnisse zeigen, dass das Einüben einer neuen Aufgabe die Rekonsolidierung einer ähnlichen, gespeicherten Aufgabe, welche zuvor durch einige Ausführungen in einen fragilen Zustand versetzt wird, blockieren kann. Während dieser Fragilität können gespeicherte Aufgaben eventuell verfeinert oder umgelernt werden (Walker et al., 2003).

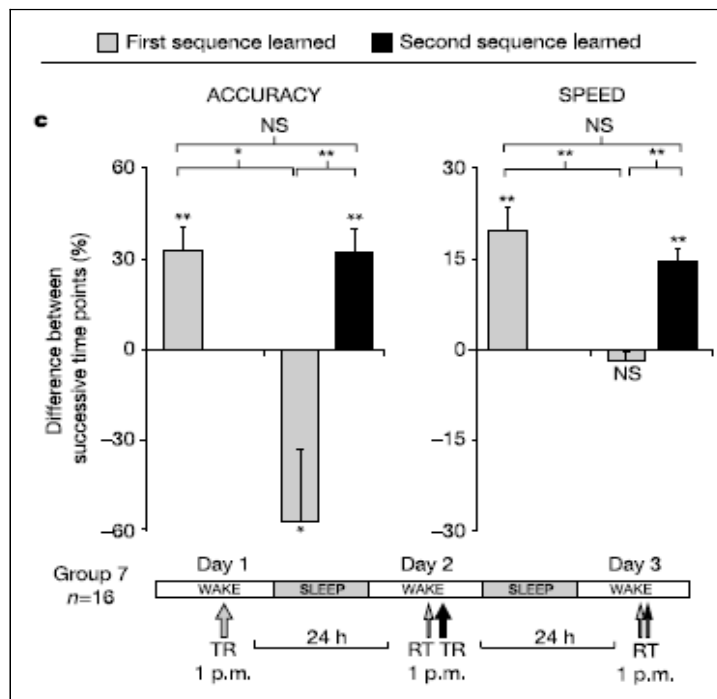


Abb. 5: Group 7: subjects trained on the first sequence on day 1. On day 2, subjects were retested on the first sequence, demonstrating overnight improvements in speed ($P < 0.001$) and accuracy ($P < 0.001$) at the first retest. Immediately following this recall test on day 2, subjects learned the second sequence. When retested on this second sequence, overnight improvements in speed ($P < 0.001$) and accuracy ($P < 0.001$) had developed on day 3, similar to those that developed for the first sequence on day 2. However, when subjects were now retested again on the first sequence on day 3 (+48 hours), the initial learning achieved on day 2 was lost, with accuracy decreasing significantly relative to day 2 ($P < 0.030$), and speed showing a non-significant reduction (Walker et al., 2003).

1.3.3 Interferenz

Im deutschsprachigen Duden werden als Synonyme für Interferenz „Überlagerung“ und „Überschneidung“ angegeben. Wie bereits in Kapitel 1.3.1 gesehen betrifft dies in der Bewegungslehre das Speichern zweier ähnlicher Inhalte oder Aufgaben innerhalb eines kurzen Zeitfensters. Wie ebenfalls vorgängig erwähnt existieren zwei Arten von Interferenz. Sobald ein ähnlicher Input die Leistung eines gelernten und gespeicherten Inhalt vermindert, wird von einer retrograden, also zeitlich zurückliegenden, Interferenz gesprochen. Eine anterograde, also zeitlich nach vorne gerichtete, Interferenz liegt vor, wenn ein ähnlicher Inhalt die Leistung beim Wiederlernen eines gelernten und gespeicherten Inhalts reduziert (Krakauer et al., 2005).

Da der Konsolidierungsprozess eng in Zusammenhang steht mit der Interferenz wurden bereits in Kapitel 1.3.1 einige Studien dazu beschrieben. Nachfolgend sollen zwei Studien vorgestellt werden, welche sich vorwiegend auf die Wirkung des Feedbacks auf die Interferenz fokussieren. Eine Studie (Cothros et al., 2009) konnte dabei verschiedene Einflüsse von unterschiedlichen visuellen Feedbackarten auf die Interferenz aufzeigen. Dies geschah mit einer Versuchsanlage, bei welcher die Probanden einen mechanisch steuerbaren Roboterarm zu einem Zielpunkt hinführen mussten. Visuell war der Führungsarm der Probanden mit einem

Spiegel verdeckt, auf welchem durch die Reflexion eines Bildschirms das visuelle Feedback angezeigt wurde. Der relativ komplizierte Testablauf ist in Abbildung 6 genauer ersichtlich. Um den Einfluss des visuellen Feedbacks zu messen wurden zwei unterschiedliche Formen verwendet. Einerseits wurde der Roboterarm und die Hand der Probanden in Echtzeit auf den Spiegel projiziert (grasp of the robot) und andererseits bewegte sich nur die Nachbildung ihres Arms, der Roboterarm hingegen blieb auf dem Spiegel immer an einer fest vorgegebenen Position (stationary „docked“ position). Alle vier Probandengruppen mussten vier Trainingsblöcke mit unterschiedlicher Anzahl Repetitionen durchführen. Beim ersten und dritten Block wurden die Bewegungen nicht durch den Roboterarm gestört (Null Field). Während den Blöcken 2 und 4 störte der Roboterarm die Bewegung im Gegenuhrzeigersinn (CCW Force Field). Der einzige Unterschied bestand aus der Art des visuellen Feedbacks. Bis und mit zum zweiten Trainingsblock B1 gab es bei den Resultaten keine Unterschiede zwischen den Gruppen. Logischerweise hatten alle Gruppen zu Beginn der Phase B1 Mühe eine gerade Linie zu ziehen, da sie ja durch den Roboterarm gestört wurden. Alle Probanden konnten sich aber während den 232 Versuchen an diesen äusseren Einfluss anpassen. Auch in der Phase A2 hatten die Versuchsleute am Anfang erneut Mühe eine gerade Linie zu ziehen, obwohl sie genau diese Aufgabe bei der Phase A1 ohne Probleme ausführen konnten. Hier zeigen sich nun auch Unterschiede zwischen den Gruppen. Die Linie der Experimentalgruppe war um ungefähr 30% weniger gebogen als die der drei Kontrollgruppen. Genau der selbe Mechanismus konnte auch beim Block B2 beobachtet werden. Obwohl die Probanden diese Aufgabe mit der Störung bereits über 200 mal geübt hatten, konnten sie zu Beginn keine gerade Linie ziehen. Auch hier war die Linie der Experimentalgruppe um zirka 40% weniger gebogen als bei den anderen Gruppen. Diese Resultate zeigen laut den Autoren, dass der visuelle Inhalt und vor allem dessen Interaktion mit greifbaren Objekten einen wichtigen Teil zur Verhinderung von Interferenz bei neu gelernten visuomotorischen Skills darstellen kann.

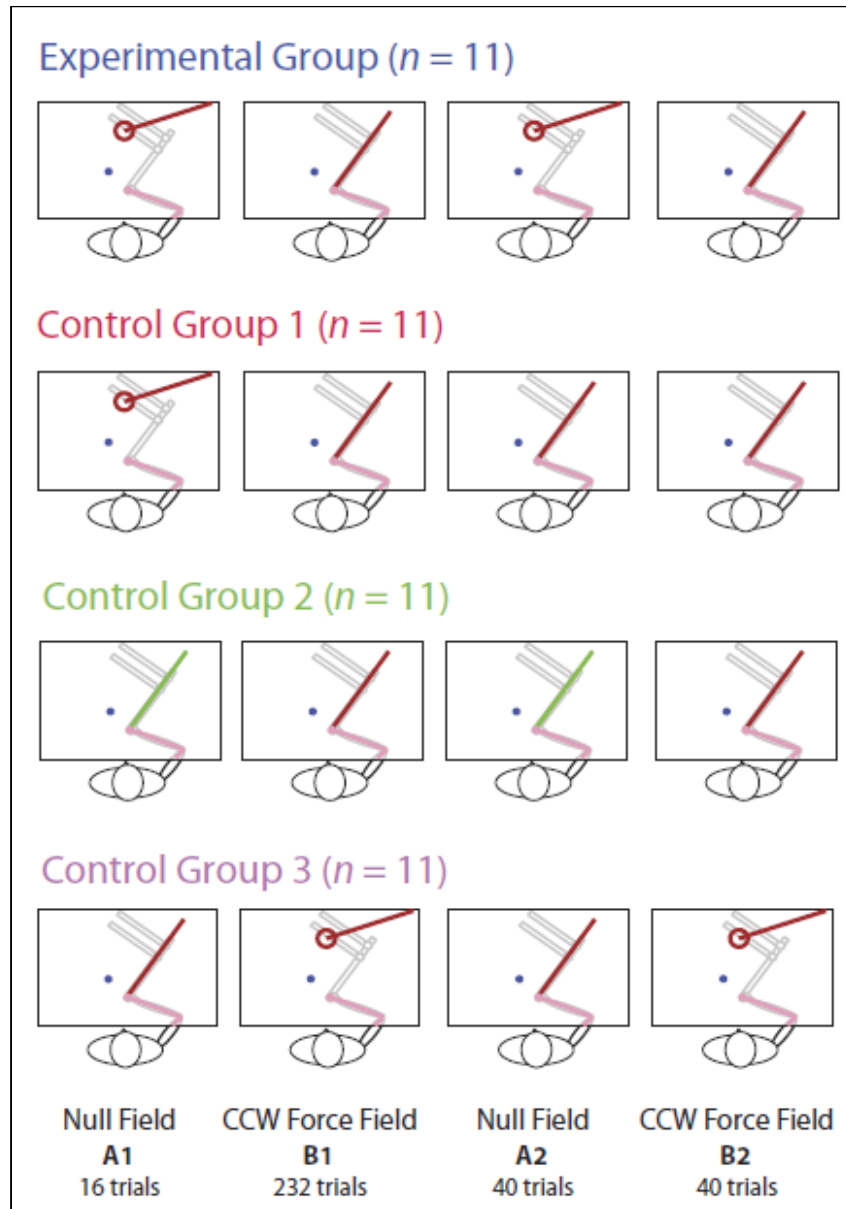


Abb. 6: Experimental design. For the experimental group, the virtual display indicated grasp of the robot when subjects moved in a force field (FF), and the robot appeared to be in a stationary “docked” position when subjects reached in a null field (NF). Note in all cases, subjects were in fact grasping the robot handle. For control group 1, the virtual display indicated grasp of the robot in the FF (B1), subsequent NF (A2), and 2nd FF (B2) trials. For control group 2, the virtual display always indicated grasp of the robot, but a color cue was associated with FF (robot appeared green) or NF (robot appeared red) trials. For control group 3, the pairing of grasped/docked and FF/NF was reversed from that for the experimental group. (Cothros et al., 2009)

Erstaunliche Resultat konnte ebenfalls eine Studie (Lundbye-Jensen et al., 2011), welche den Einfluss der Aufgabe und der Sensorik auf die Interferenz untersuchte, präsentieren. Laut den

Autoren muss die zweite Aufgabe neu sein und erlernt werden, alltägliche und fest verankerte Aktivitäten führen nicht zu Interferenzen. Lundbye-Jensen et al. (2011) wollten es noch genauer wissen und untersuchten, ob die zwei Aufgaben die gleiche Bewegungsrichtung und gleichen Muskeln oder nur dieselben Gelenke einschliessen müssen. Dafür wurde eine Testmethode entwickelt, bei welcher mittels Plantarflexion des Fusses entweder eine Kraftaufgabe oder eine Präzisionsaufgabe gelöst werden musste. Bei der Kraftaufgabe mussten die Probanden während 250ms so stark wie möglich auf ein Pedal drücken. Bei der Präzisionsaufgabe mussten sie einen fahrenden Punkt auf einem Bildschirm mittels angepasstem Druck auf das Pedal einer Wellenlinie entlang steuern. Als erste Aufgabe wurde die Kraftaufgabe und zur Störung der Konsolidierung die Präzisionsaufgabe gewählt. In einem ersten Experiment wurden drei Kraftaufgabeblocks absolviert, mit jeweils 20 Minuten dazwischen, in welchen die Präzisionsaufgabe ausgeführt wurde. Eine Gruppe führte dabei die Präzisionsaufgabe mit denselben Muskeln, also den Plantarflexoren zusammengefasst im m. triceps surae, wie die Kraftaufgabe aus, die andere Gruppe brauchte beim Nachfahren den Dorsalextensor m. tibialis anterior. Dabei büsste die erste Gruppe mit der gleichen Bewegungsrichtung und den gleichen Muskeln während beiden Präzisionsblöcken signifikant mehr Leistung bei der Kraftaufgabe ein als die Vergleichsgruppe. Es scheint also für das Ausmass der Interferenz von grosser Bedeutung zu sein, welche Eigenschaften die zweite Aufgabe besitzt. Aufgrund dieser Ergebnisse wurde eine weitere Gruppe getestet, welche zwischen den Blöcken mit der Kraftaufgabe simple Kontraktionen der Plantarflexoren ohne Präzisionsaufgabe und ohne visuelles Feedback durchführte. In diesem Fall konnte im Gegensatz zur Präzisionsaufgabe keine Interferenz beobachtet werden, was die Tatsache bestätigt, dass die zweite Aufgabe neu gelernt werden muss. In einem fünften und letzten Experiment wurde mittels repetitiver elektrischer Nervenstimulation (rENS) der Einfluss der Sensorik untersucht. In zwei Testgruppen wurden während den 20 Minuten zwischen den Kraftblöcken der Tibialisnerv (TN), welcher den Plantarflexor m. soleus ansteuert und in einer anderen Gruppe (Group 11) der nervus peroneus communis (CPN), welcher mit den Dorsalextensor m. tibialis anterior verbunden ist, stimuliert. Die TN-Gruppe wurde nochmals in zwei Stimulationsintensitäten unterteilt. In einer Gruppe (Group 10) wurde die Stimulationsintensität bei 115% der motorischen Schwelle (motor threshold; MT) und bei der anderen (Group 12) bei 90% der MT eingestellt. Die Resultate finden sich in Abbildung 7.

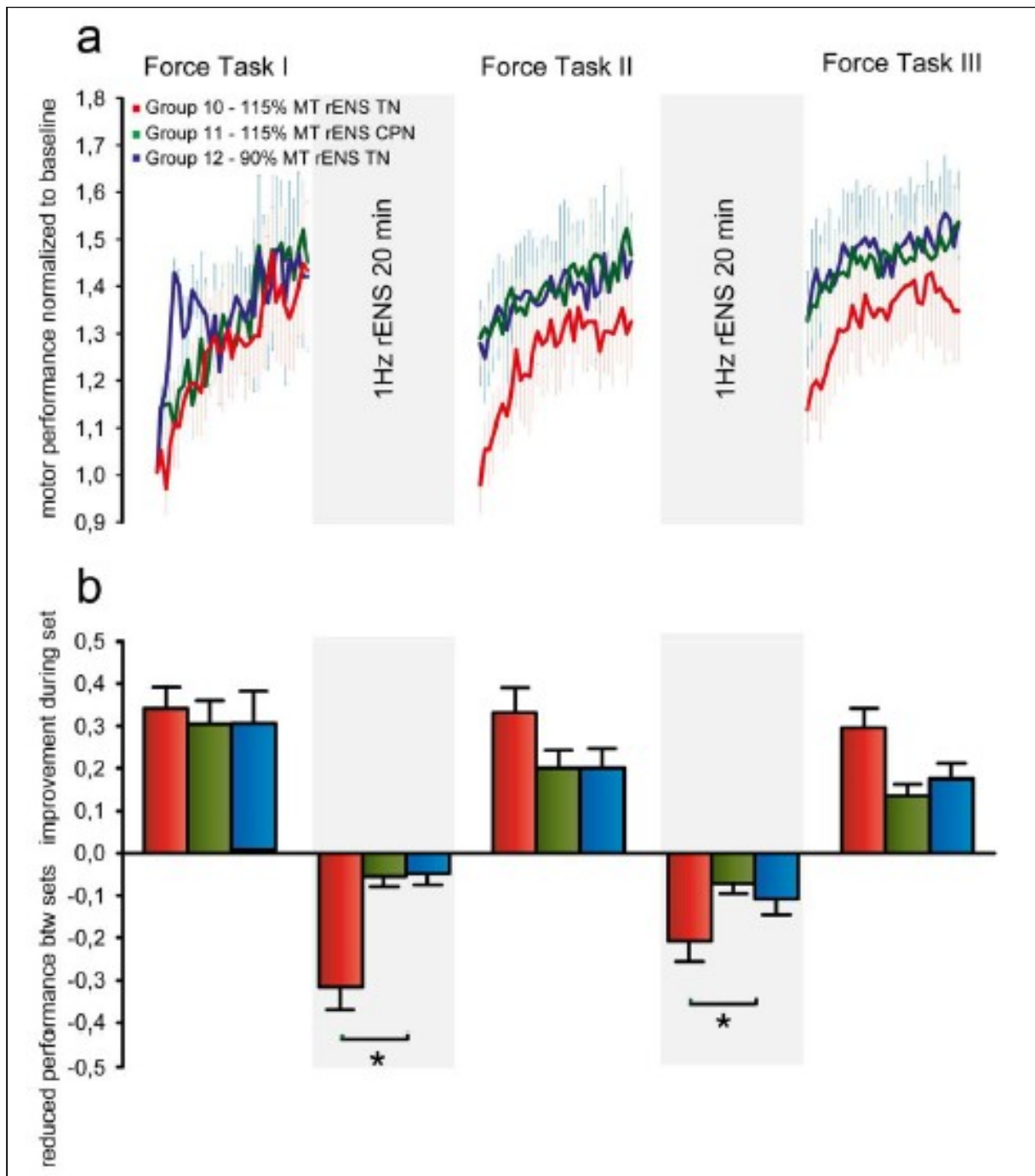


Abb. 7: Repetitive electrical stimulation of the nerve to the trained muscles, but not its antagonist causes interference. (a) Learning curves for the FT task and effects of rENS during breaks. Performance was normalized to baseline. Curves represent group average FT motor performance Error bars represent s.e.m. During the breaks Group 10 (red) received 1 Hz 115% MT rENS of the agonist peripheral nerve (TN), Group 11 (green) received 1 Hz 115% MT rENS of the antagonist peripheral nerve (CPN) and Group 12 (blue) received 1 Hz 90% rENS of the gonist nerve. (b) Increase in FT motor performance during practice and decrease in FT performance during breaks. Bars represent group average 6 s.e.m. An asterisk denotes significant difference ($p,0.05$) in Bonferroni corrected tests (Lundbye-Jensen et al., 2011).

Darin wird ersichtlich, dass die Gruppe 10 in beiden rENS-Blöcken eine signifikant höhere Interferenz erfährt als die Vergleichsgruppen. Die Autoren schliessen daraus, dass das (re)afferente Feedback äusserst wichtig für den Konsolidierungsprozess ist. Dabei gilt es zu beachten, dass jede rENS Stimulation eine Kontraktion des Muskels zur Folge hat. Doch im Gegensatz zur freiwilligen, bewussten Kontraktion führt die Nervenstimulation zu Interferenz. Es könnte sein, dass das unbewusste sensorische Signal der rENS zu einer Diskrepanz zwischen erwarteter und aktueller Bewegung führt. Das ZNS erkennt dies als Fehler und wird folglich das System aktualisieren. Diese Aktualisierung führt dann zu einem Konflikt mit der vorher gelernten Aufgabe und führt zur Interferenz.

Abschliessend zu diesem Unterkapitel muss festgehalten werden, dass die Begriffe „Interferenz“, „Konsolidierung“ und „Rekonsolidierung“ nicht immer ganz trennbar sind und teilweise auch differenziert verwendet werden. Karni & Sagi (1993) sprechen in ihrer älteren Studie noch von der latenten Phase, welche heutzutage gleichbedeutend mit der Konsolidierung ist. Zudem werden nicht in allen Studien die Auswirkungen der Interferenz auf die Konsolidierung geprüft. Dies hängt vom Messzeitpunkt der Retentionsmessung ab, da die Konsolidierung mindestens vier Stunden beansprucht und bei einigen Studien gar keine Pausen zwischen den Aufgaben eingelegt werden.

1.4 Laufzeit und Leistungsabfall erlernter Bewegungen

Der Abfall einer Fertigkeit (skill decay) bezieht sich auf den Verlust oder den Abfall einer trainierten oder angeeigneten Fertigkeit (oder Wissen) nach einer Periode des Nichtgebrauchs (Arthur & Bennett, 1998). Im Review von Arthur & Bennett (1998) über skill decay wurde in einem ersten Schritt untersucht, welchen Einfluss die Dauer der Periode des Nichtgebrauchs auf den Abfall hat. Durch den Vergleich verschiedener Studien kann die vermutete These bestätigt werden: Je länger die Pause, desto grösser der Abfall. Dafür wurden die einzelnen Studien in acht Gruppen eingeteilt, wobei die erste Gruppe Daten enthält, bei welchen die Kontrolle innerhalb eines Tages gemacht wurde und die letzte Studiengruppe Pausen bis zu 365 Tagen enthält. Aufgrund der sehr grossen Standardabweichungen innerhalb der Gruppen kamen die Autoren zur Folgerung, dass noch andere Faktoren als die Pausendauer den Leistungsabfall beeinflussen können. Der erste im Review untersuchte Faktor ist der Umfang des Trainingsblocks. Dies wird als degree of overlearning bezeichnet und meint zusätzliche Trai-

ningseinheiten zu den Ausführungen, welche benötigt werden um sich die Fertigkeit anzueignen. Bei diesen Wiederholungen wird von Repetitionen gesprochen. In einigen Artikeln werden diese Repetitionen als asymptotische Phase bezeichnet. Im Review konnte nicht abschliessend geklärt werden, ob ein erhöhter Umfang den Leistungsabfall zu reduzieren vermag. Nur wenige Studien wurden mit zusätzlichem Training durchgeführt und konnten somit in diese Auswertung miteinbezogen werden, was die Aussagekraft merklich reduziert. Weiter wird der Einfluss des Charakters der Aufgabe untersucht. Closed-loop Aufgaben werden im Vergleich mit open-loop Aufgaben über die Zeit besser behalten. Physische Aufgaben schneiden im Vergleich mit kognitiven Aufgaben bei den Retentionstests besser ab. Im Vergleich von natürlichen und künstlichen Aufgabenstellungen gingen die Autoren vor dem Verfassen des Artikels davon aus, dass die natürlichen aufgrund ihrer Komplexität und Wichtigkeit einen geringeren Leistungsabfall erleiden. Diese Hypothese bestätigte sich, allerdings ist der Unterschied nur marginal. Und zuletzt wurde nach Differenzen bei Geschwindigkeits- und Präzisionsaufgaben gesucht. Der Leistungsabfall für Geschwindigkeitsaufgaben ist über die Zeit grösser als bei Präzisionsaufgaben.

Bezüglich des Einflusses der Anzahl Repetitionen in Kombination mit spezifischem Feedback liefert eine aktuelle Studie (Shmuelof et al., 2012) spannende Ergebnisse. Dazu mussten drei Gruppen eine Fahrbewegung mit der Hand zu einen bestimmten, 8cm entfernten Punkt ausführen. Den Probanden wurde die Sicht auf ihren Arm mit einem Spiegel verdeckt, auf welchen die aktuelle Position ihrer Hand mittels Reflexion eines Monitors projiziert wurde. Die Handposition wurde auf dem Spiegel mit einem Cursor angezeigt. Sobald sie sich 8cm vom Ausgangspunkt entfernt hatten, wechselte der Cursor die Farbe. Trafen sie dabei den gewünschten Zielpunkt ertönte zusätzlich ein akustisches Signal. Nach der Eingewöhnungsphase wurde bei allen Gruppen eine Baselinemessung zum vorgegebenen Zielpunkt vollzogen. Die erste Versuchsgruppe ohne asymptotische Phase (no asymptote; NA) lernte in der Folge in 40 Versuchen auf eine Störung von 45° im Gegenuhrzeigersinn zu reagieren. Diese Störung wurde mit einem verschobenen Feedback induziert, wobei das visuelle Feedback auf dem Spiegel immer noch zum selben Punkt hinzuführen war. Danach folgten 100 error-clamp Versuche, bei welchen das gezeigte visuelle Feedback manipuliert wurde und egal der tatsächlichen Handbewegung immer genau zum Zielpunkt fuhr. Während diesen error-clamp Versuchen verschoben sich die Bewegungen der Probanden von der 45° Abweichung wieder in Richtung Zielpunkt zurück (siehe Abbildung 8A). Die zweite Gruppe wurde binary error +

vector error (BE+VE) benannt. Bei dieser wurde nach der Baselinemessung für 60 Versuche das visuelle Feedback um 30° im Gegenuhrzeigersinn verschoben. Die asymptotische Phase bestand aus weiteren 80 solchen Versuchen. Dann folgten 30 Versuche mit einer Rotation des Feedbacks von 45° in Gegenuhrzeigersinn, gefolgt von 60 error-clamp Versuchen. Und die dritte und letzte Gruppe, binary error (BE), hatte mit einem Unterschied das selbe Testdesign wie BE+VE: Während der asymptotischen Phase wurde dieser Gruppe die aktuelle Handposition mittels Cursor nicht angezeigt. Sie erhielten nur ein binäres Feedback (binary error) in Form des akustischen Signals, ob sie den Zielpunkt getroffen hatten oder nicht. Während sich die Gruppe BE+VE in der asymptotischen Phase kontinuierlich zurück Richtung Baselineniveau verschob, stabilisierte sich die Gruppe BE bei 30° (siehe Abbildung 8B). Bei der Gruppe mit beiden Feedbackarten konnte allerdings beobachtet werden, dass einige Probanden sich zurück zur Baselinebewegung verschoben, andere hingegen pendelten sich bei der gelernten Verschiebung von 30° ein. Laut den Autoren könnte die individuelle unterschiedliche Bevorzugung der Feedbackart dafür verantwortlich sein. Obwohl die BE+VE Gruppe während den Trainingsversuchen in der asymptotischen Phase bessere Resultate erreichen konnte, verloren sie im Durchschnitt mehr von dieser gelernten und repetierten Bewegung als die BE Gruppe. Die Autoren beschreiben, um zu den Schlussfolgerungen der Studie zu gelangen, die Feedbackart VE+BE als fehlerorientierten und BE als erfolgsorientierten Lernweg. Aufgrund der Ergebnisse der drei Gruppen sind sie der Überzeugung, dass Lernen in zwei Komponente unterteilt werden kann: In einen schnell-lernenden, schnell-vergessenden Adaptationsprozess, welcher sensitiv auf Fehler reagiert und einen zweiten, auf Erfolg sensitiven Prozess, welcher langsamer lernt aber dafür auch weniger schnell vergisst.

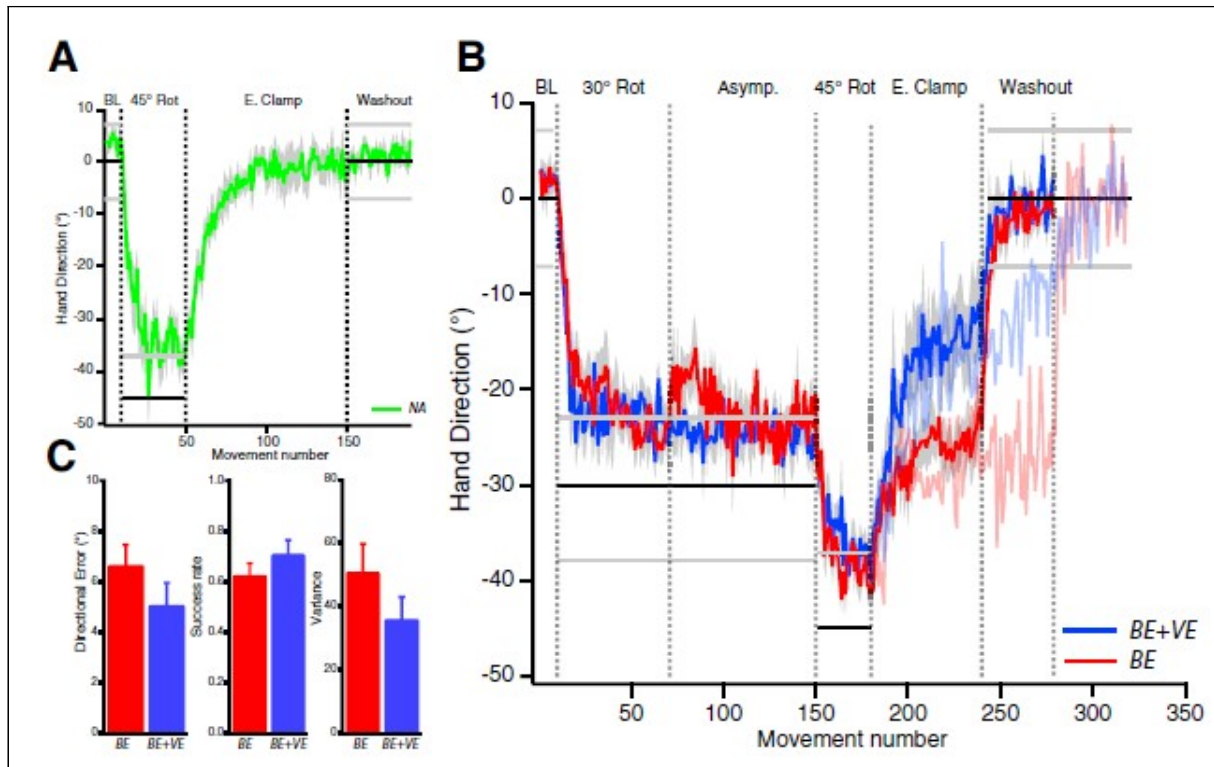


Abb. 8: **A**, Averaged hand movement direction plotted against movement number for Group NA (green). Horizontal lines indicate the center (black lines) and edges (gray lines) of the target. Binary feedback was only given when movement direction was between the gray lines. Shading indicates SEM. During the error-clamp (E. Clamp) block, subjects rapidly decayed to their baseline (BL) mapping. **B**, Averaged hand movement direction plotted against movement number for Groups BE (red) and BEVE (blue). While both groups adapted to the 45° rotation (Rot), Group BE decayed less in the subsequent error-clamp block. Faint red and blue traces depict the behavior of six additional subjects (3 BE and 3 BEVE subjects, respectively) that experienced a longer error-clamp block (continued until the rightmost dotted vertical line). **C**, Group averages for performance measures at asymptote (Asymp.) for the 30° rotation for Groups BE (red) and BEVE (blue) (last 20 trials of the asymptote block). Error bars indicate SEM (Shmuelof et al., 2012).

Die Suche nach den Gründen für den Verlust von Erinnerungen ist aber nicht ausschliesslich ein neues Forschungsfeld in der Wissenschaft. Eine ältere und für diese Arbeit interessante Studie (Adams & Dijkstra, 1966) befasst sich mit den Auswirkungen der Anzahl Trainingsversuchen und der Pausendauer im Kurzzeitgedächtnis. In einem ersten Experiment musste auf einer verdeckten Metallschiene ein frei bewegliches Element zu einer bestimmten Länge verschoben werden. Drei Gruppen mit unterschiedlicher Anzahl Trainingsversuchen wurden gebildet. Während den Trainingsblöcken (ein Trainingsblock beinhaltete 9 Versuche; reinforcement) erhielten sie jeweils vom Versuchsleiter ihre gefahrene Distanz mitgeteilt. Danach mussten sie in sieben bestimmten Zeitabständen (5, 10, 15, 20, 50, 80 und 120 Sekunden) sieben verschiedene Distanzen schätzen. Die Resultate finden sich in Abbildung 9. Diese zeigen,

dass die Leistung mit der Länge der Pausendauer abnimmt und mit der Anzahl Trainingswiederholungen zunimmt. Die Unterschiede in den verschiedenen Messzeitpunkten und der Anzahl Wiederholungen stellten sich dabei als signifikant heraus.

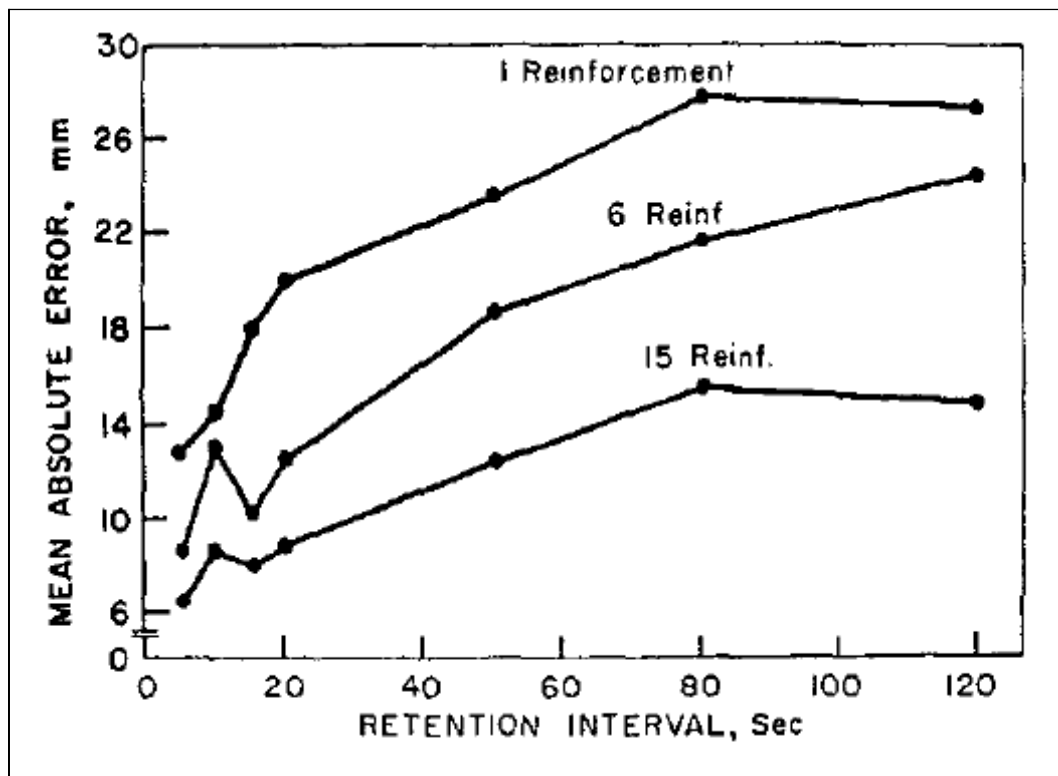


Abb. 9: Performance curves for the three reinforcement conditions as a function of retention interval (Exp. II.) (Adams & Dijkstra, 1966).

Eine aktuellere und ausführliche Übersichtsarbeit zu Vergessensmechanismen gespeicherter Erinnerungen lieferte Wixted im Jahr 2004. Darin wird die Speicherung und Laufzeit aus psychologischer Sicht betrachtet; als Aufgabestellung müssen sich die Probanden an Objekte erinnern. Der Autor hält fest, dass der Einfluss des Stärkegrades des Gelernten (degree of learning) im Vergleich zu den oben erwähnten Studien durch widersprüchliche Ergebnisse nicht abschliessend geklärt werden kann. Hingegen sprechen die Daten in der Literatur für die proportionale Verminderung der Anzahl an vergessenen Objekten mit laufender Zeitdauer. Kann sich ein Proband beispielsweise nach einem Tag noch an sechs von zehn Objekten erinnern, so verliert er 40%. Einen Tag später erinnert er sich noch an vier Objekte, was ausgehend von den sechs am Vortag einen Verlust von 33% bedeutet.

2 Ziel und konkrete Fragestellung

Das Ziel dieser Studie ist es, den Einfluss zweier Mechanismen zu untersuchen, welche zu einem Leistungsabfall einer erlernten Bewegung führen können:

1. Der motorische Befehl für diese Bewegung erleidet durch den Nichtgebrauch einen Leistungsabfall (Extinktion).
2. Wiederholungen derselben Aufgabe ohne visuelles Feedback führen aufgrund mangelnden sensorischen Signalen zu einer Verschlechterung (Interferenz).

Die konkrete Fragestellung lautet deshalb:

Welche Auswirkungen haben die Extinktion während dem Nichtgebrauch und die Interferenz durch Repetitionen mit fehlendem visuellen Feedback auf den Leistungsabfall erlernter visuo-motorischer Bewegungen?

3 Methode

Um die Einflüsse beider Mechanismen auf den Leistungsabfall untersuchen zu können wurde eine entsprechende Methode entwickelt. Es handelt sich dabei um eine einfache, mit der rechten Hand ausgeführten Fahr-Zielbewegung. Die Sicht auf den Arm war den Probanden dabei verdeckt und sie erhielten das entsprechende visuelle Feedback auf einen Bildschirm übermittelt. Dadurch konnte das visuelle Feedback vom Testleiter reguliert werden. Im folgenden Kapitel wird die Methode ausführlich beschrieben.

3.1 Probanden

Für die vorliegende Studie wurden 24 körperlich und geistig gesunde Probanden getestet. Der Altersdurchschnitt aller Probanden betrug 30.2 ± 4.6 Jahre. Die Probanden wurden anhand Geschlecht und Schreibhand in zwei gleich grosse Gruppen aufgeteilt.

Die Gruppe A bestand aus vier Frauen (Durchschnittsalter 27.3 ± 3.8 Jahre) und acht Männern (Durchschnittsalter 29.3 ± 5.0 Jahre). Das Durchschnittsalter der gesamten Gruppe betrug 28.6 ± 4.7 Jahre. Ein männlicher Proband (23 Jahre) ist Linkshänder.

Die Gruppe B setzte sich aus fünf Frauen (Durchschnittsalter 33.2 ± 4.6 Jahre) und sieben Männern (Durchschnittsalter 30.9 ± 2.5 Jahre) zusammen. Das Durchschnittsalter der Gruppe B betrug 31.8 ± 3.7 Jahre. Ein männlicher Proband (34 Jahre) ist Linkshänder.

3.2 Studiendesign

Die Probanden sassen während dem Test an einem Tisch, auf welchem ein Touchpad (Wacom intuos 4; Model: PTK-840) lag und ein Bildschirm stand. Die Sicht auf das Touchpad wurde für die Probanden mit einer undurchsichtigen Vorrichtung verdeckt. Während des gesamten Testablaufs richteten die Probanden ihren Blick nur auf den Bildschirm, auf welchen die Bewegungen des Stifts übertragen wurden. Damit die Probanden während den Pausen ihre Sitzposition so wenig wie möglich verändern konnten, wurde ein nicht drehbarer Stuhl verwendet. Die Position des Stuhls wurde mit Klebeband auf dem Boden markiert.

Die auszuführende Bewegung auf dem Touchpad wurde mit dem dazugehörenden Stift vollzogen. Dabei mussten die Testteilnehmer den Stift mit der rechten Hand von einem links un-

ten fixierten Startpunkt möglichst genau auf eine Linie rechts oben führen. Die Distanz vom Startpunkt zum Beginn der Linie betrug auf dem Touchpad 27.7cm. Die Linie war 5cm lang und lag in einem Winkel von 24.77° zum Startpunkt. Damit die Probanden nach jeder Ausführung die Startposition schnell wieder finden konnten, wurde diese auf dem Touchpad mit Klebeband gekennzeichnet. Um die Suche ohne Sicht auf das Touchpad weiter zu erleichtern wurden die Probanden dazu angehalten, ihren linken Zeigefinger neben dem Startpunkt auf das Touchpad zu legen.

Die Bewegungen wurden nach einem genauen zeitlichen Muster vollzogen. Ein erster, kurzer Ton (Bereitschaftston, 100 Millisekunden) signalisierte den Probanden den baldigen Start ihrer Bewegung. Spätestens bei diesem Ton sollten sie mit dem Stift am Startpunkt bereit sein. Nach 900 Millisekunden Pause folgte der zweite, lange Ton, welcher 600 Millisekunden dauerte. Dieser Ton entsprach der Zeit, welche die Probanden zur Verfügung hatten um die Bewegung auszuführen. Sie verharrten dann auf dem von ihnen anvisierten Endpunkt bis nach 800 Millisekunden der dritte Ton erfolgte (Endton, 100 Millisekunden). Nach dem dritten Ton führten die Probanden den Stift ohne Kontakt mit dem Touchpad in der Luft wieder zurück zum Ausgangspunkt. Die Pause zwischen dem dritten Ton und dem neuerlichen Bereitschaftston betrug 4500 Millisekunden.

3.3 Ablauf

Der Ablauf der Testmessungen beider Gruppen ist in Tabelle 1 dargestellt:

Tab. 1: Ablauf der Testmessungen. EinP: Eingewöhnungsphase. BL: Baselinemessung. TP: Trainingsphase. OL: Online-Feedback. EP: Endpunktfeedback.

		Phasen			Zeitdauer seit Ende von TP									
		EinP	BL	TP	2'	4'	6'	8'	10'	12'	14'	16'	18'	20'
Gruppe A (n=12)	Anzahl Versuche	10	10	30	2	2	2	2	2					2
	Feedback	OL & EP		EP										
Gruppe B (n=12)	Anzahl Versuche	10	10	30					2	2	2	2	2	2
	Feedback	OL & EP		EP										

Wie in Tabelle 1 dargestellt liefen die ersten 50 Messungen für beide Gruppen nach dem gleichen Schema ab. Begonnen wurde mit zehn Eingewöhnungsmessungen, bei welchen den Probanden komplettes, das heisst visuelles Feedback während der Bewegung (Onlinefeedback) und visuelles Endpunktfeedback auf den Bildschirm übermittelt wurde. Danach folgte die Baselinemessung mit zehn Wiederholungen ohne visuelles Feedback. Die Probanden sahen dabei den Startpunkt und die Ziellinie auf dem Bildschirm, jedoch nicht den Cursor. Nach dieser Ausgangsbestimmung trainierten die Teilnehmer die visuomotorische Bewegung während 30 Wiederholungen. In dieser Trainingsphase war der Cursor während der Bewegung nicht sichtbar. Erst auf den Endton wurde der Cursor sichtbar und die Probanden konnten dadurch erkennen, zu welchem Endpunkt sie gefahren waren (visuelles Endpunktfeedback). Um eine bessere Vergleichbarkeit mit den Retentionsmessungen zu gewährleisten, werden nur die Mittelwerte der letzten zwei Versuche der Trainingsphase verwendet und mit 0' gekennzeichnet. Dieser 0'-Wert entspricht der gelernten Leistung am Ende des Trainings. In der Folge verlief die Messung für die beiden Gruppen unterschiedlich:

3.3.1 Retentionsmessungen Gruppe A

In den ersten zehn Minuten nach dem Ende der Trainingsphase wurden alle zwei Minuten zwei Retentionsmessungen ohne visuelles Feedback ausgeführt. Wie in Tabelle 1 ersichtlich lagen die Messzeitpunkte bei 2, 4, 6, 8 und 10 Minuten. Danach hatten die Probanden eine Pause von zehn Minuten. Nach dieser Pause, also nach insgesamt 20 Minuten nach dem Ende der Trainingsphase, wurden nochmals zwei Retentionsmessungen ohne visuelles Feedback durchgeführt.

3.3.2 Retentionsmessungen Gruppe B

Die ersten zehn Minuten nach dem Ende der Trainingsphase vollzogen die Probanden keine Wiederholungsmessungen. Nach dieser Pause wurden während zehn Minuten alle zwei Minuten zwei Retentionsmessungen ohne visuelles Feedback gemacht, also zu den Messzeitpunkten 10, 12, 14, 16, 18 und 20 Minuten.

3.4 Software

Die Messungen wurden mit Softwareprodukten der Firma pfitec (www.pfitec.de) aufgezeichnet. Für die korrekte zeitliche Abfolge wurde das Programm pfitec STIMULI verwendet. Die visuelle Darstellung der Bewegungen auf dem Bildschirm wurde mit dem Programm pfitec IMAGO dargestellt. Das Programm pfitec RECORD wurde benutzt um die Bewegungen aufzuzeichnen. Dazu wurden jeweils die aktuellen X- und Y-Achsenpositionen des Stifts auf dem Touchpad registriert.

3.5 Statistisches Verfahren

Die aufgezeichneten Daten wurden in der Folge von pfitec RECORD in LibreOffice Calc (Version 3.3.2) übertragen. Dort wurde die Abweichung jeder einzelnen Ausführung zum korrekten Winkel (24.77°) berechnet. Die Distanz, welche die Probanden mit dem Stift zurückgelegt hatten, spielte bei den Auswertungen keine Rolle. Um die statistischen Verfahren durchzuführen wurden die Daten in IBM SPSS Statistics (Version 19) transferiert. Dort wurden die Daten zuerst auf Normalverteilung mittels Kolmogorov-Smirnov Test überprüft. Gemäss diesem Test ist anzunehmen, dass die Daten normalverteilt sind. Danach wurde mittels t-Test überprüft, ob in den einzelnen Phase statistische Unterschiede auftreten. Schliesslich wurden die zu den drei Messzeitpunkten Baseline, 0' und 10' gemessene Bewegungsgenauigkeit beider Gruppen mittels zweifaktorieller ANOVA (Faktoren: Gruppe A und B; abhängige Variablen: Messzeitpunkte) auf Unterschiede geprüft.

Allfällige Signifikanzen wurden mit den errechneten p-Werten aus den Resultaten der ANOVA und der folgenden Tabelle bestimmt:

Tab. 2: Zusammenhang von Wahrscheinlichkeit p und Signifikanz.

errechnete Wahrscheinlichkeit	Signifikanz
$p \geq 0.05$	nicht signifikant
$p < 0.05$	signifikant
$p < 0.01$	hoch signifikant

4 Resultate

In diesem Abschnitt werden die in den Messungen erhobenen Daten grafisch dargestellt und auf signifikante Unterschiede überprüft. Zuerst werden die Leistungen der drei Phasen, welche für beide Gruppen nach dem gleichen Muster verliefen, analysiert. In jedem Block wird die Leistungskurve über alle Versuche grafisch dargestellt. Schliesslich werden die Resultate bei den Wiederholungsmessungen der beiden Gruppen einander gegenüber gestellt.

4.1 Eingewöhnungsphase

In der Eingewöhnungsphase absolvierten die Probanden die ersten zehn Versuche des Tests. Wie der Name schon sagt sollten sie sich dadurch an die Bewegung, die zeitliche Abfolge und die Testgeräte gewöhnen. Während dieser Phase war der Cursor auf dem Bildschirm immer sichtbar und es war den Probanden aufgrund dessen möglich, die Bewegung laufend zu korrigieren und am Schluss den Cursor Richtung Linie hin zu verschieben.

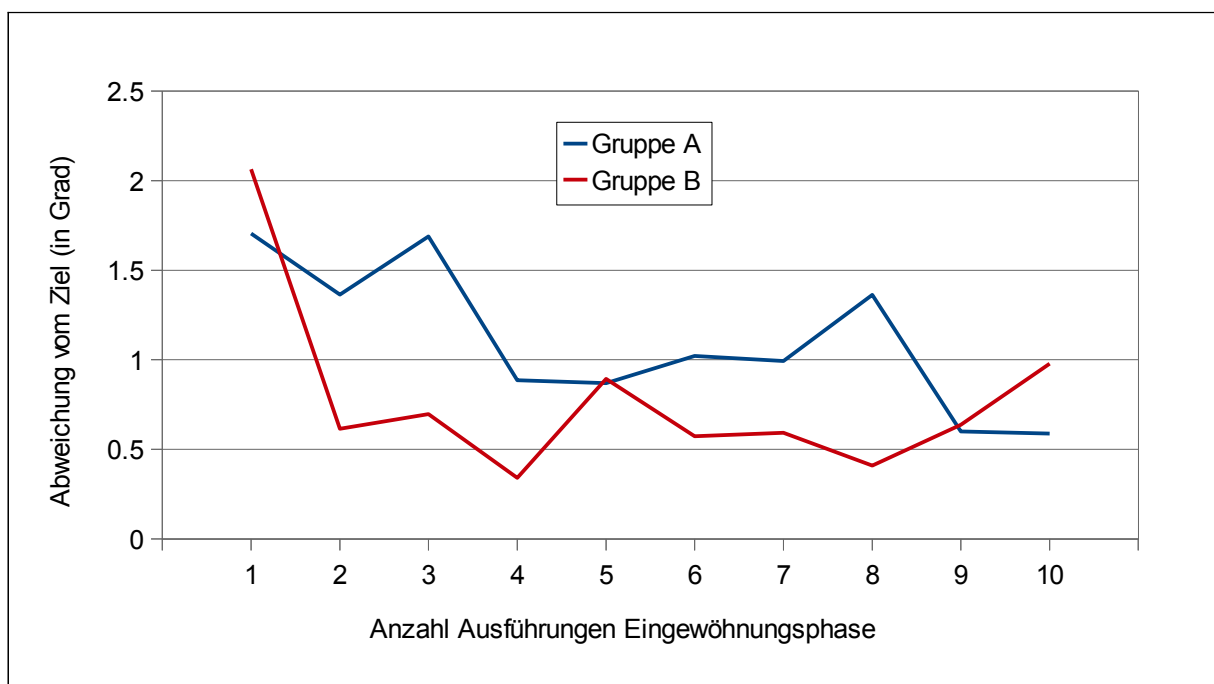


Abb. 10: Mittelwerte der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jede Ausführung in der Eingewöhnungsphase.

Obwohl der Leistungsverlauf beider Gruppen während der Eingewöhnungsphase unterschiedlich verlief, konnten sich beide Gruppen an das Testdesign gewöhnen. Ersichtlich wird dies

durch die ungefähre Halbierung der Endpunktabweichungen vom ersten zum zehnten Versuch. Die geringe Abweichung resultiert durch das komplette visuelle Feedback, welches eine laufende Korrektur der Bewegung zulässt. Aufgrund der Korrekturmöglichkeit wird auf eine statistische Überprüfung der Reduzierung der Abweichung verzichtet.

4.2 Baselinemessung

Um das Können der Probanden vor dem Training zu bestimmen wurde eine Baselinemessung durchgeführt. Diese folgte direkt auf die Eingewöhnungsphase und beinhaltete ebenfalls zehn Ausführungen. Die Probanden mussten die Bewegungen allerdings ohne visuelles Feedback ausführen und sich nur auf ihre Propriozeption verlassen. Der Leistungsverlauf ist in Abbildung 11 dargestellt:

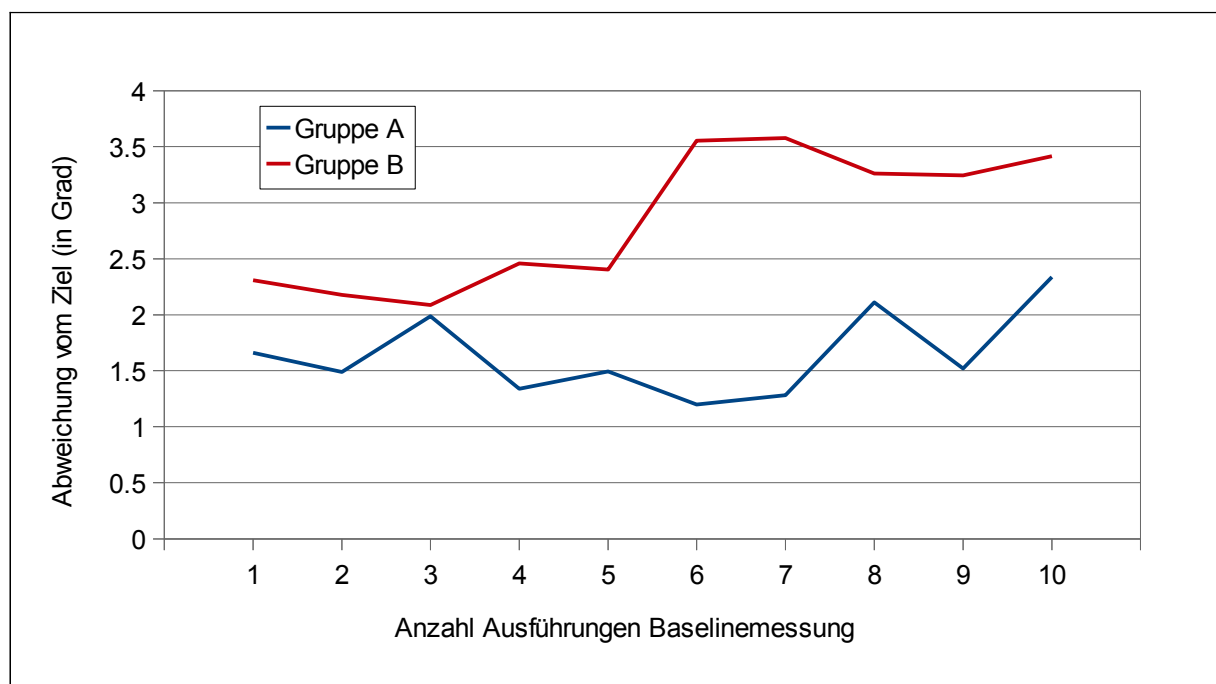


Abb. 11: Mittelwerte der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jede Ausführung der Baselinemessung.

Beide Gruppen verloren von der letzten Messung der Eingewöhnungsphase zur ersten Messung der Baseline über ein Grad des korrekten Winkels. Danach verlaufen die Kurven beider Gruppen ähnlich, wobei sich beide mit der Zunahme an Ausführungen auch immer weiter vom Ziel entfernten. Von der ersten zur letzten Messung der Baseline verlor Gruppe A 0.7°

(+41% der ersten Messung) und Gruppe B gar 1.1° (+48% der ersten Messung). Die Ergebnisse der Baselinemessung wurden mittels t-Test auf signifikante Unterschiede überprüft. Diese Prüfung ergab weder für die Entwicklung vom ersten zum letzten Versuch der einzelnen Gruppen ($p_A=0.401$ resp. $p_B=0.345$) noch für den Vergleich der Leistungen der Gruppen bei der ersten und der letzten Messung ($p_1=0.391$ resp. $p_{10}=0.361$) signifikante Unterschiede.

4.3 Trainingsphase

Während den 30 Repetitionen der Trainingsphase, die direkt an die Baselinemessung folgten, sollten die Probanden die Bewegung erlernen. Hierfür erhielten sie nur visuelles Endpunktfeedback, was eine Korrektur während der Bewegung verunmöglichte. In Abbildung 12 ist der Lerneffekt bildlich festgehalten:

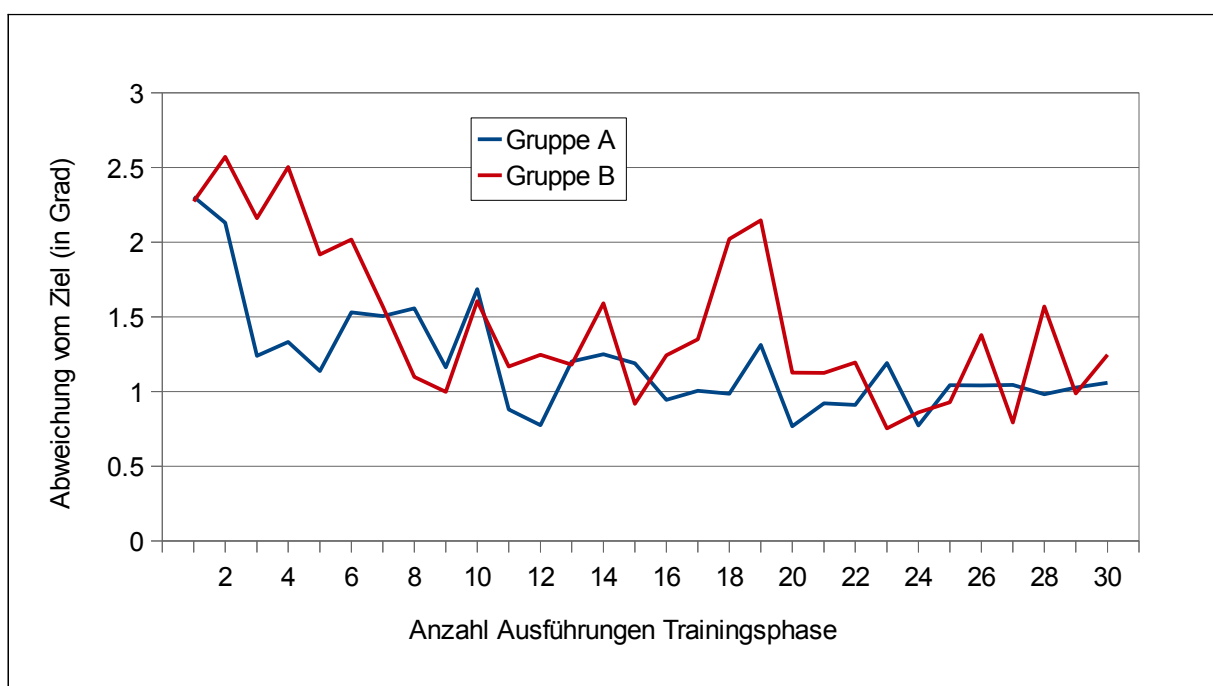


Abb. 12: Mittelwerte der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jede Ausführung in der Trainingsphase.

Erstaunlicherweise und entgegen den Leistungen der letzten Baselinemessung starteten beide Gruppen die Trainingsphase mit der fast gleichen Abweichung vom Ziel. Die Gruppe A begann mit der ungefähr selben Distanz zum Ziel wie am Schluss der Baselinemessung. Die Gruppe B hingegen verminderte ihre Abweichung von der letzten Baselinemessung zum ers-

ten Trainingsversuch um 1.1° (-33% der letzten Baselinemessung). Dies ist unerklärlich, da dazwischen keine Versuche vollzogen wurden und auch bei der Trainingsphase keine Korrektur während der Bewegung möglich war. Über die 30 Versuche konnten beide Gruppen ihre Performance kontinuierlich steigern (-54% Gruppe A resp. -45% Gruppe B). Ebenfalls mittels t-Test wurden die Resultate statistisch überprüft. Dabei sind die Unterschiede der Gruppen bei der ersten und der letzten Ausführung dieser Phase nicht signifikant ($p_1=0.975$ resp. $p_{30}=0.647$). Die Entwicklungen der beiden Gruppen sind knapp nicht signifikant ($p_A=0.070$ resp. $p_B=0.085$).

4.4 Retentionsphase

Der weitere Verlauf der Messung verlief für beide Gruppen nach Beendigung der Trainingsphase unterschiedlich. Da der Leistungsabfall einer erlernten Bewegung untersucht werden soll, dient nicht der Wert der Baseline als Referenz, sondern als „gelernter“ Referenzwert wird demnach immer der Mittelwert der zwei letzten Messungen der Trainingsphase verwendet und mit 0 Minuten (0') angegeben. Die Leistungen der Gruppen in den Retentionstests ohne visuelles Feedback sind in Abbildung 13 ersichtlich:

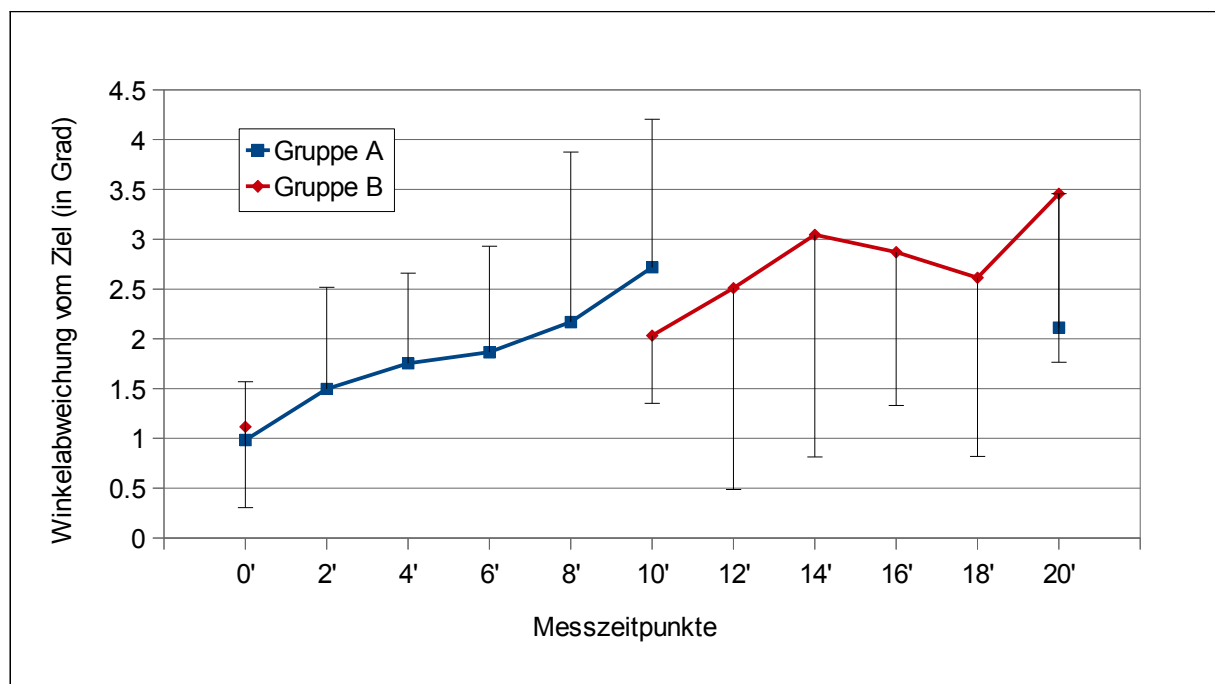


Abb. 13: Mittelwerte und Standardabweichungen (Gruppe A: Positiv; Gruppe B: Negativ) der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jeden Messzeitpunkt der Retentionsmessungen und die letzten zwei Trainingsversuche (0').

Am Ende des Trainings (0') lagen beide Gruppe ungefähr 1° von der Geraden entfernt. Die Gruppe A verschlechterte sich über die fünf Wiederholungsmesspunkte kontinuierlich. Bis zur 10'-Messung verschlechterte sie sich bereits um 1.73° , was +176% der Abweichung am Ende des Trainings entspricht. Dabei fällt auf, dass mit jedem weiteren Messzeitpunkt die Standardabweichungen immer grösser wurden, was auf interindividuelle Unterschiede schliessen lässt. Die Gruppe B verlor während den ersten zehn Minuten, in denen sie keine weiteren Repetitionen vollzog, 0.91° . Dies entspricht +82% des gemessenen Wertes zum Schluss der Trainingsphase. Erstaunlich ist die Tatsache, dass sich die Gruppe A in den zweiten zehn Minuten ohne Wiederholungen verbessern konnte. Sie schnitt nach 20 Minuten um -22% oder 0.60° besser ab als beim Messzeitpunkt 10'. Die Gruppe B verschlechterte sich auch während den Wiederholungen ohne visuelles Feedback in den zweiten zehn Minuten um 1.42° oder +70%. Die Standardabweichungen waren bei der Gruppe B bereits ab der ersten Messung nach zehn Minuten grösser als bei der Gruppe A bei den letzten Messungen.

Wie in Abbildung 11 dargestellt, schnitten die beiden Gruppen bei der Baselinemessung nicht gleich gut ab. Diese Differenz sorgt für eine unterschiedliche Lernleistung während dem Training, weil beide Gruppen am Ende des Trainings (0') ungefähr die selbe Bewegungspräzision vorzuweisen hatten. Die Lernleistung im Training und der Leistungsabfall in den ersten zehn Minuten nach der Trainingsphase wird nochmals in der Grafik 14 ersichtlich:

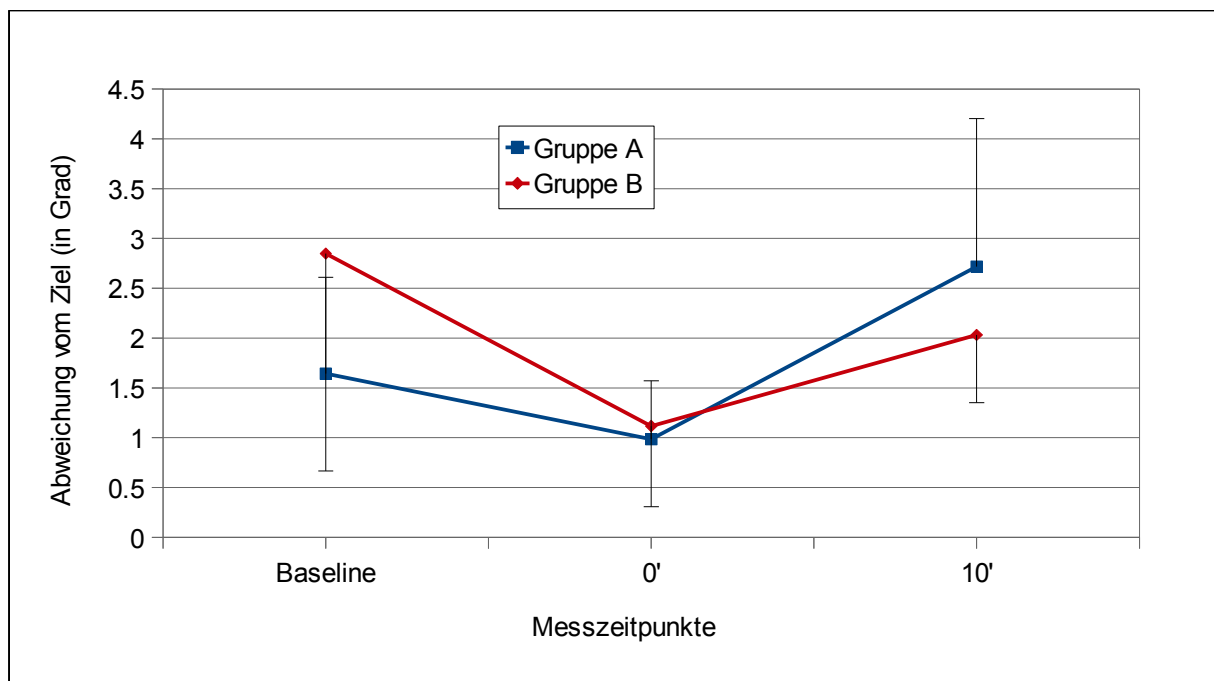


Abb. 14: Mittelwerte und Standardabweichungen (Gruppe A: Positiv; Gruppe B: Negativ) der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für die zehn Baselinemessungen (Baseline), die letzten zwei Trainingsversuche (0') und die zwei Messungen nach zehn Minuten (10').

Die Messung nach 20 Minuten stellte bei der Analyse ein Problem dar. Während den ersten zehn Minuten nach der Trainingsphase waren beide Gruppen einem unterschiedlichen Konsolidierungsprozess ausgesetzt, welcher sich differenziert auf die folgenden Leistungen auswirken kann. Deshalb wurden statistisch nur die drei Messzeitpunkte Baseline, 0' und 10' miteinander verglichen. Der Kolmogorov-Smirnov Test ergab für diese drei Kategorien eine Normalverteilung. Die Unterschiede der Messzeitpunkte können nach der Analyse mittels zweifaktorieller ANOVA mit Messwiederholung als hochsignifikant ($p < 0.001$) bezeichnet werden. Es resultiert hingegen keine signifikante Messzeitpunkt*Gruppe Interaktion ($p = 0.124$). Werden nur die zwei Messpunkte 0' und 10' miteinander verglichen, sind die Unterschiede sehr ähnlich. Die Unterschiede der Messzeitpunkte sind hochsignifikant ($p < 0.001$), die Messzeitpunkt*Gruppe Interaktion hingegen ist es nicht ($p = 0.125$). In die gleiche Richtung geht der Trainingseffekt von Baseline zu 0' (Messzeitpunkt: $p = 0.004$; Messzeitpunkt*Gruppe Interaktion: $p = 0.157$).

Die proportionale Verminderung der beiden Gruppen ist in Abbildung 15 dargestellt. Als Referenzwert für die Werte bei 2' dienen die letzten zwei Trainingsversuche (0'). Jeder Wert unter null ist gleichbedeutend mit einer Verbesserung im Vergleich zum vorangehenden Wert. Die zu erwartende Kurve sollte deshalb nicht unter den Nullwert fallen.

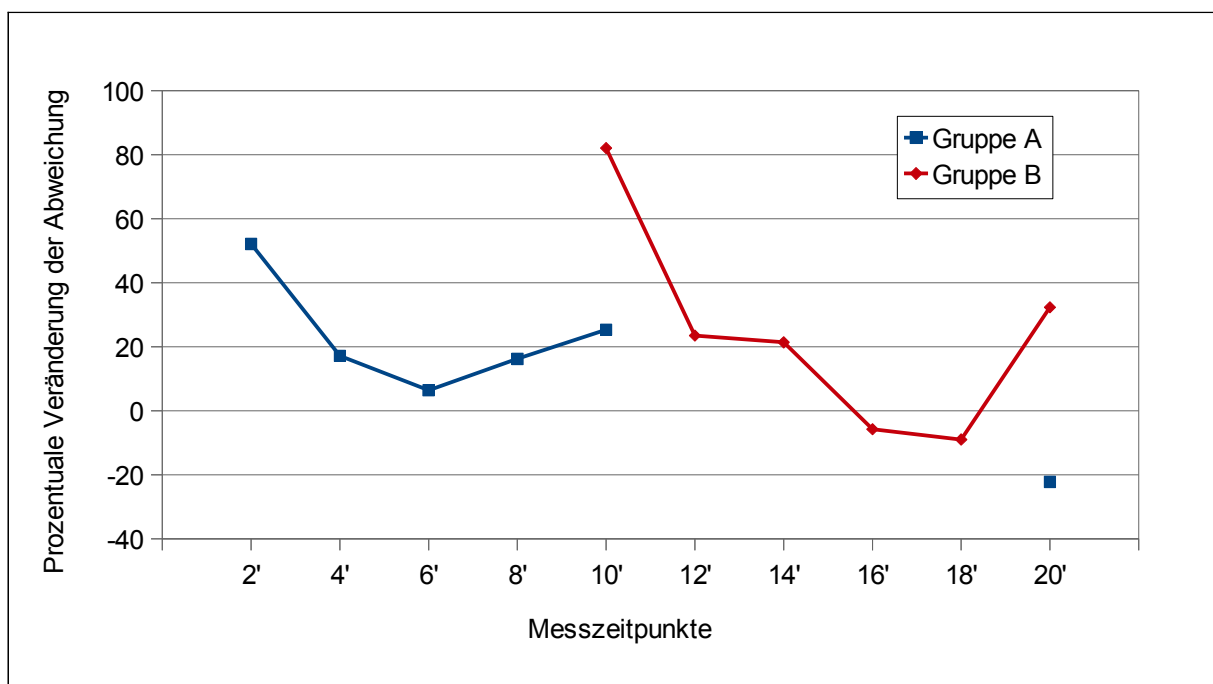


Abbildung 15: Prozentuale Veränderung der Abweichung im Vergleich mit dem vorangehenden Messwert. Referenzwert für 2' ist 0'.

Es fällt auf, dass beide Gruppen bei der ersten Messung nach dem Training proportional die grösste Leistungseinbusse erfuhren. Nach dieser ersten Retentionsmessung konnten beide Gruppen ihre proportionalen Verschlechterungen reduzieren. Wie bereits in Abbildung 14 gesehen, verbesserte sich Gruppen A bei der 20'-Messung und Gruppe B bei der 16'- und 18'-Messung im Vergleich mit der vorangehenden Messung wieder. Deshalb liegen diese Werte bei der Abbildung 15 unter dem Nullwert. Die proportionale Verminderung reduzierte sich nicht fortlaufend, denn bei der Gruppe A stieg sie nach dem Messzeitpunkt 6' bis zum Punkt 10' erneut leicht an. Bei der Gruppe B erlitt sie zum letzten Messzeitpunkt hin nochmals einen starken Anstieg.

5 Diskussion

Ausgehend von den letzten zwei Ausführungen der Trainingsphase (0'), bei welchen beide Gruppen ungefähr die gleiche Abweichung vom Ziel vorzuweisen hatten, entwickelte sich die Vergessenskurve der erlernten Bewegung bei den Gruppen unterschiedlich. Der Leistungsabfall durch die Interferenz von Repetitionen ohne visuelles Feedback war insbesondere in den ersten zehn Minuten grösser als bei der Extinktion aufgrund von Nichtgebrauch. Beim Vergleich dieser zwei Leistungsentwicklungen mittels zweifaktorieller ANOVA konnte jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Gruppen nachgewiesen werden. Die Gründe dafür können von vielseitiger Natur sein und sollen anhand der chronologischen Abfolge der Methode diskutiert und mit dem jeweiligen aktuellen Wissensstand aus der Forschung verglichen werden. In den einzelnen Unterkapiteln wird versucht auf etwaige auffallenden Vorkommnisse plausible Antworten zu liefern. Durch die Symbiose der Ergebnisse und der Literatur wird in den weiterführenden Fragestellungen ein Ausblick gewagt, wie mittels zusätzlichen Erweiterungen der Testmethode noch weitere interessante Daten generiert werden könnten. Abgeschlossen wird das Kapitel mit den konkreten Verbesserungsvorschlägen für die bestehende Methode. In diesem Unterkapitel werden Möglichkeiten beschrieben, wie die bestehende Methode für allfällige Wiederholungsversuche optimiert werden kann um dadurch präzisere und aussagekräftigere Daten zu erhalten.

5.1 Analyse der Baselinemessung

Die Verwendung der gleichen Bewegung bei der Eingewöhnungs- und Baselinemessung kann einen Einfluss auf die Baselinewerte haben. Beim Vergleich der Baselinewerte mit anderen Werten sollte daher immer berücksichtigt werden, dass bereits die Eingewöhnungsphase als Training gewirkt haben könnte. Weiter wird in Abbildung 11 ersichtlich, dass die Mittelwerte der Baselinemessungen beider Gruppen unterschiedlich ausfallen. Mit einem weiteren t-Test wurden die Mittelwerte aller Versuche der beiden Gruppen verglichen. Der Unterschied fällt mit $p=0.114$ nicht signifikant aus. Trotzdem gilt es zu beachten, dass der Mittelwert der Abweichungen aller Versuche der Gruppe B (2.85°) bei den Baselinemessungen beinahe doppelt so hoch ausfällt wie bei der Gruppe A (1.64°). Dieser Umstand wird auch in Abbildung 14 nochmals verdeutlicht. Obwohl auch hier die Analyse mittels ANOVA keinen signifikanten

Unterschied der Gruppen von der Baseline zum Messzeitpunkt 0' ergeben hat, muss doch berücksichtigt werden, dass sich die Gruppe B zwischen diesen zwei Messpunkten um 1.73° Abweichung (-61% des Baselinewertes) verbessert hat. Der Lerneffekt der Gruppe A fällt mit einer Reduzierung von 0.66° Abweichung (-40% des Baselinewertes) deutlich tiefer aus. Das Erstaunliche an dieser unterschiedlichen Leistungssteigerung ist jedoch die Tatsache, dass sie zwischen der letzten Baselinemessung und dem ersten Trainingsversuch stattgefunden hat. Da der kurze Unterbruch zwischen diesen beiden Versuchen bei beiden Gruppen genau gleich ablief, scheint es keine Erklärung für den Sprung der Gruppe B zu geben. Es konnte weiter keine Literatur gefunden werden, welche den Einfluss der Lernleistung auf den Vergessensprozess beschreibt. Es wird vermutet, dass eine grössere Lernleistung auch zu einem höheren Verlust führt. Aufgrund dieser Annahme und der Tatsache der unterschiedlichen Baselinewerte sind die Ergebnisse der Studie mit Vorsicht zu interpretieren.

5.2 Analyse der Trainingsphase

Trotz dem nicht signifikanten Lernfortschritt während den 30 Trainingsversuchen konnten sich beide Gruppen ein akzeptables Niveau antrainieren. Der Trainingsverlauf in Abbildung 12 zeigt, dass sich beide Gruppen ungefähr ab der zwanzigsten Ausführung tendenziell nicht mehr verbessern konnten. Die Abweichung vom Ziel pendelte sich bei beiden Gruppen bei zirka 1° ein, wobei die Gruppe A etwas konstantere Werte aufweisen konnte als Gruppe B. Dieses bei beiden Gruppen sichtbare Plateau scheint ein Indikator zu sein, dass die Bewegung gelernt wurde und eine weitere Verbesserung nur mit einer deutlich erhöhten Anzahl Wiederholungen oder mit einer längeren Pause (Konsolidierung) möglich ist. Karni & Sagi (1993) stellten bei ihrer Studie mit visuellen Aufgaben fest, dass die Probanden nur im ersten Trainingsblock die Leistung steigern konnten und sich danach eine Stagnation einstellt. Um das Leistungsniveau weiter zu erhöhen war eine Konsolidierungsphase von mindestens acht Stunden nötig. In weiterführenden Analysen könnte untersucht werden, ob die Wiederholungen ohne visuelles Feedback während der Konsolidierung einen Einfluss auf die weitere Entwicklung der Leistung haben. Bei sensorisch unveränderten Wiederholungen während des Konsolidierungsprozesses bei visuellen Aufgaben konnte kein Einfluss auf die Leistung bei späteren Retentionstests nachgewiesen werden (Karni & Sagi, 1993). Zusätzliche Ausführungen nach den absolvierten 30 Trainingsversuchen müssten aufgrund der Plateaus als Repetitionen oder

asymptotische Phase bezeichnet werden. Anhand der Studien von Criscimagna-Hemminger & Shadmehr (2008) und Shmuelof et al. (2012) kann angenommen werden, dass eine zusätzliche asymptotische Phase die erlernte Bewegung resistenter gegen einen Leistungsabfall macht. In einer weiteren Studie wäre es deshalb interessant den Einfluss der beiden Verfallsmechanismen der vorliegenden Studie auf eine asymptotisch erlernte Bewegung zu prüfen.

Smith et al. (2006) kommen mit ihren Analysen von motorischen Adaptationen zum Schluss, dass beim kurzzeitigen Lernen zwei verschiedene Mechanismen aktiv sind, welche unterschiedliche Sensitivität auf Fehler und Retentionsleistungen aufweisen. Der auf Fehler sensitive Lernmechanismus hat dabei eine schlechte Retention vorzuweisen. Auch Shmuelof et al. (2012) propagieren bei Adaptationsaufgaben zwei Lernmechanismen, wobei der schnell-lernende, schnell-vergessende Lernprozess sensitiv auf Fehler reagiert. Sofern der Körper das mangelnde sensorische Signal bei den Retentionsmessungen als Fehler wahrnimmt, könnte dies zu einer Anpassung der fehlersensitiven Lernprozesse führen. Die folgende zweiminütige Pause wäre dann aufgrund der schlechten Retentionsleistungen der Mechanismen für eine Verschlechterung der Leistung verantwortlich. Diese kontinuierlich grösser werdende Abweichung nach jedem einzelnen Retentionsmesszeitpunkt ist bei der Gruppe A während den ersten zehn Minuten vorhanden. Allerdings ist es fraglich, ob die Lernmechanismen der beiden oben erwähnten Studien auch auf normale, nicht adaptierte Bewegungen übertragen werden können.

5.3 Einfluss des Feedbacks

Dass die Ausschaltung des visuellen Feedback zu einer Verschlechterung der Leistung führt scheint logisch und hat sich auch in den Resultaten bestätigt. Lundbye-Jensen et al. (2011) untersuchten die Rolle des Feedbacks mittels 1200 Nervenstimulation während zwanzigminütigen Pausen zwischen drei achtminütigen Kraftblöcken. Dabei wurde bei jeder Stimulation der vom Nerv angesteuerte Muskel kontrahiert. Im Vergleich zu willkürlichen Kontraktionen interferierte eine Nervenstimulation mit einer Intensität über der motorischen Schwelle mit dem erlernten Bewegungsmuster der Kraftaufgabe. Auch die vorliegende Studie attestiert dem reafferenten Feedback eine tragende Rolle im Interferenzprozess. Durch das Weglassen des visuellen Feedbacks während den Wiederholungsmessungen in den zehn Minuten nach der Trainingsphase erhält das System nicht das erlernte, bekannte Feedback und die Leistung ver-

schlechtert sich kontinuierlich. Zusammen mit den Resultaten von Lundbye-Jensen et al. (2011) kann vermutet werden, dass das mangelnde visuelle Feedback einen Einfluss auf den Leistungsabfall der erlernten Bewegung hat.

Die Auswirkungen von unterschiedlichen Feedbackformen wurden auch in einer Studie von Shmuelof et al. (2012) analysiert. Zwei Gruppen mit unterschiedlichem Feedback während der asymptotischen Trainingsphase fielen während den 60 Wiederholungen mit manipuliertem, immer die korrekte Bewegung anzeigendem Feedback (error-clamp) auf ein unterschiedliches Niveau zurück. Die Gruppe mit binärem Feedback, welches nur erkennen lies ob das Ziel getroffen wurde oder nicht, verschlechterte sich weniger stark als die Gruppe, welche während dem Training auch bei Treffern ausserhalb des Ziel ihre Position übermittelt bekamen. Dies zeigt, dass die Feedbackform auch während dem Training einen Einfluss auf die Leistungen bei Retentionsmessungen haben kann. Weiter fiel in derselben Studie eine Versuchsgruppe ohne asymptotische Phase nach 100 Wiederholungen mit manipuliertem Feedback (error-clamp) wieder auf die Baselinewerte zurück. Es scheint, dass fehlendes Feedback gravierendere Auswirkungen als manipuliertes Feedback hat. Die Probanden der Gruppe A in hier vorliegender Studie waren bereits nach zehn Versuchen deutlich schlechter als bei der Baselinemessung. Allerdings wurden diese Wiederholungen mit zweiminütigen Pausen unterbrochen, was bei Shmuelof et al. (2012) nicht der Fall war.

Mit Hilfe der Theorien der internalen Modellen kann diese markante Verschlechterung durch die Repetitionen ohne visuelles Feedback erklärt werden. Nach jedem einzelnen Trainingsversuch erhielten die Probanden ein visuelles Endpunktfeedback, welches eine Kalibrierung ihrer internalen Modelle erlaubte. Das durch das forward model vorhergesagte sensorische Feedback sowie auch der motorische Befehl und dessen Efferenzkopie konnten nach jedem Versuch angepasst werden, weil den Probanden ein brauchbares sensorisches Feedback generiert wurde und sie daraus die sensorische Diskrepanz berechnen konnten. Ein alltägliches Beispiel für die Adaptation eines forward models liefern Krakauer & Shadmehr (2006, S. 60): „For example, when one tries to reach while looking at the hand through a mirror, one observes a mismatch between the visually observed consequences of the motor command and its proprioceptive feedback. This error can produce adaptation in a forward model of the arm.“ Im Gegensatz dazu erhielten die Probanden bei den Versuchen ohne visuelles Feedback keine brauchbaren Reafferenzen und es war ihnen nicht möglich, die sensorische Diskrepanz zu be-

rechnen. Die visuelle Reafferenz wäre aber zwingend nötig um die entsprechenden Korrekturen zu treffen und ein neues sensorisches Feedback vorherzusagen.

Weil die Gruppe A beim Messzeitpunkt 10' eine grössere Abweichung aufweist als Gruppe B kann angenommen werden, dass ein fehlendes Feedback für den Leistungsverlust einer erlernten Bewegung schlimmere Konsequenzen hat als gar keine Wiederholungen. Die Vermutung liegt nahe, dass fehlende sensorische Daten zu einer fortlaufend immer negativeren Adaptation einer erlernten Bewegung führen. Ein manipuliertes Feedback hingegen liefert dem Körper sensorische Daten und er kann daraus eine Diskrepanz errechnen. Dies führt ebenfalls zu einer Adaptation, allerdings wird sich diese auf dem manipulierten Niveau einpendeln.

Der Vorgang der kontinuierlichen Verschlechterung kann mit dem feedback-error learning model erklärt werden. Der gewünschte Endzustand der in dieser Studie verwendeten Bewegung ist bekannt und das inverse model ist nach der Trainingsphase geeicht. Aufgrund der Kenntnis dieser zwei Fakten wird der feedforward motor command berechnet. Das forward model in Kombination mit dem sensorischen Feedback berechnet den aktuellen Zustand und aus diesem wird eine Schätzung des Endzustandes abgeleitet. Durch das fehlende sensorische Feedback ist es dem System nach der ersten Retentionsmessung nicht mehr möglich den Endzustand anhand verlässlichen Daten zu schätzen. Dies führt zu einer Diskrepanz bei der Zustandsberechnung und der Feedbackkontroller des feedback-error learning models schickt nach jeder Ausführung ein Fehlersignal an das adaptive inverse model. Das Modell passt sich dieser Fehlermeldung an und dies führt nach jeder Repetition ohne visuelles Feedback zu einer immer stärkeren Abweichung. Bei Repetitionen mit manipuliertem Feedback hingegen pendelt sich der Fehler irgendwann auf einem Niveau ein und verschlechtert sich nicht mehr weiter. Durch das zwar falsche, aber erhaltene Feedback ist eine Vorhersage des Endzustandes möglich und der Feedbackkontroller wird nur solange Fehlermeldungen an das inverse model schicken, bis bei der Zustandsberechnung keine Diskrepanz mehr vorherrscht.

5.4 Interferenz und die Störung der Konsolidierung

Die meisten Studien definieren für den Konsolidierungsprozess ein Zeitfenster, welches mindestens vier Stunden dauert. Aufgrund dessen kann in dieser Studie mit der Analyse beim Messzeitpunkt 10' nicht von einer Konsolidierung der Bewegung gesprochen werden. Die Auswirkungen auf die Konsolidierung müssten am darauffolgenden Tag mit einem weiteren

Retentionstest analysiert werden. Zudem müsste die zweite Phase des Testdesigns angepasst werden, weil höchstwahrscheinlich auch die Wiederholungen der Gruppe B zwischen 10' und 20' die Konsolidierung stören würden. Die Gruppe B sollte in diesem Sinne keine Wiederholungen ohne visuelles Feedback nach der Trainingsphase absolvieren. Ohne diese Repetitionen kann davon ausgegangen werden, dass sich die Leistung der Gruppe B bei einer am nächsten Tag stattfindenden Retentionsmessung verbessern. Bleibt die Frage, welche Auswirkungen die Wiederholungen ohne visuelles Feedback der Gruppe A auf die Konsolidierung haben? Um darauf eine Antwort zu finden kann die Studie von Shadmer & Brashers-Krug (1997) beigezogen werden. Mittels zwei verschiedener Störungen, einmal in einem rechtsdrehenden und einmal in einem linksdrehenden Kraftfeld, bei der gleichen Adaptationsaufgabe waren die Probanden gezwungen zwei verschiedene inverse models zu bilden. Sofern das zweite inverse model in der Konsolidierungsphase des ersten gebildet wurde, führte dies durch retrograde Interferenz zu einer Störung der Speicherung des ersten inverse models. Im vorangehenden Kapitel wurde angenommen, dass aufgrund der fehlenden sensorischen Rückmeldung in den Retentionsmessungen dieser Studie das erlernte inverse model nach jeder Ausführung angepasst wird. Unter Berücksichtigung des problematischen Vergleichs von Adaptationsaufgaben mit einfachen Bewegungen wird vermutet, dass die unterschiedlichen inverse models den Konsolidierungsprozess der erlernten Bewegung der Gruppe A stören.

Interferenz tritt nur auf, wenn bei der zweiten Aufgabe die gleichen Muskeln aktiviert werden wie bei der erlernten Bewegung und die zweite Bewegung neu gelernt wird (Lundbye-Jensen et al., 2011). Ersteres wird bei der hier beschriebenen Studie erfüllt, da sich die Bewegung bei den Retentionsmessungen nicht ändert. Letzteres untersuchten Lundbye-Jensen et al. (2011) bei ihrer Studie mit willkürlichen Muskelkontraktionen, welche die Speicherung der ersten Aufgabe nicht behinderten. Diese Aussage steht im Widerspruch mit den hier vorliegenden Resultaten. Es scheint, dass die selbe Bewegung mit verändertem visuellen Feedback auch zu Interferenz führen kann. Sowohl der Vergleich mit dieser Studie als auch die Theorie der Bildung neuer inverse models sind Indikatoren für die Bildung einer neuen Bewegung durch Repetitionen mit verändertem Feedback. Dem widerspricht die Studie von Criscimagna-Hemminger & Shadmehr (2008), welche zeigen konnten, dass durch grosse Abweichungen bei der Interferenzaufgabe diese als „neue“ Bewegung gespeichert werden und die Speicherung der ersten Aufgabe nicht stören. Diese Folgerung ist jedoch mit Vorsicht zu interpretieren, denn in der oben genannten Vergleichsstudie wurde mit einer Adaptationsbewegung gearbeitet und

die Probanden trainierten sich ein asymptotisches Level an. Gleichwohl wird vermutet, dass durch das fehlende visuelle Feedback eine neue Bewegung gespeichert wird, diese aber aufgrund der Ähnlichkeit mit der ersten Bewegung interferiert.

Es stellt sich jedoch die Frage ob bei vorliegender Untersuchung überhaupt von Interferenz gesprochen werden kann oder ob sich die Probanden mit jeder weiteren Ausführung ohne visuelles Feedback einfach ein wenig weiter weg vom Ziel entfernen. Es könnte auch sein, dass die kontinuierlich grösser werdende Distanz und das mangelnde Feedback nicht mit der erlernten Bewegung interferiert und deren Konsolidierungsprozess hemmt. Ob dies der Fall ist, könnte mit einem adaptierten Testdesign eruiert werden. Hierfür müssten die Auswirkungen der Repetitionen ohne visuelles Feedback auf eine erlernte und gespeicherte Bewegung analysiert werden. Nach dem Training sollte mindestens eine Pause von vier Stunden eingelegt werden, bevor die Retentionsphase beginnt. Zusätzlich könnte in einer weiterführenden Studie die fortschreitende Abweichung vom Ziel genauer aufgezeichnet werden. Um zu überprüfen, ob sich die Probanden mit jedem Versuch in die selbe Richtung weiter weg vom Ziel verschieben, könnte der Leistungsverlauf ähnlich wie bei der Studie von Brown et al. (2003) erfasst werden (siehe Abbildung 1).

5.5 Auswirkungen auf den Leistungsabfall

„Je länger die Pause, desto grösser der Verlust.“ Diese These wurde unter Einbezug der Literatur in der Einleitung bestätigt, wobei dies bei der Gruppe A nur bis zehn Minuten nach dem Training stimmt. Allerdings können diese zehn Minuten nicht als reine Pause angesehen werden, denn bekanntlich wurden alle zwei Minuten zwei Repetitionen ohne visuelles Feedback ausgeführt. Werden die einzelnen Messzeitpunkte (2', 4', 6', 8' und 10') in dieser ersten Phase betrachtet, stimmt die oben erwähnte These mit den Resultaten überein. Es ist aber aus den vorgängig erwähnten Gründen zu bezweifeln, dass die Verschlechterung ausschliesslich auf die Pausendauer zurückzuführen ist. Erstaunlich ist der Fakt, dass sich die Gruppe A in den zweiten zehn Minuten nach dem Trainingsblock verbessert. Obwohl diese Verbesserung mit der Pausendauer nicht erklärt werden kann, scheint es, dass die Pause ohne Retentionsmessungen für das Behalten der Bewegung für die Probanden besser geeignet ist. Dies bestätigt sich ebenfalls bei der Gruppe B, allerdings in wesentlich geringerem Ausmass. Der Leistungsabfall war auch bei dieser Probandengruppe in den zehn Minuten mit den Retentionsmessun-

gen (+82%) grösser als in der Pause (+70%). Hinsichtlich der Pausendauer sind auch bei der Gruppe B Unregelmässigkeiten zu erkennen. Nachdem sie sich in den Messzeitpunkten 10', 12' und 14' kontinuierlich verschlechterten, konnten sie ihre Abweichung bei den Versuchen bei 16' und 18' reduzieren. Bei der abschliessenden 20'-Messung schnitten sie dann wieder deutlich schlechter ab als bei der 18'-Messung.

Da jedoch angenommen wird, dass sowohl die Pausendauer als auch die Repetitionen ohne visuelles Feedback negativen Einfluss auf die Leistung haben, sollte der Leistungsabfall folglich bei beiden Gruppen während den gesamten 20 Minuten deutlich und differenziert in zehnminütigen Blöcke ersichtlich sein. Eine mögliche Erklärung für die Verbesserung im zweiten Teil der Gruppe A kann der systemdynamische Ansatz der Bewegungslehre liefern. Dieser Ansatz beruht auf der Emergenz, welche besagt, dass neue, nicht vorhersehbare Qualitäten beim Zusammenwirken mehrerer Faktoren entstehen können. Das neue Qualitätslevel wird dank selbstorganisierenden Prozessen des Systems erreicht. Variabilität wird bei diesem Ansatz nicht als Fehler angesehen, sondern kann als Ursache von Veränderungen betrachtet werden. Ein Anstieg an Variabilität in einem System kann ein Zeichen für einen Übergang in den nächsten Zustand sein, welcher nach einer gewissen Zeit stabiler wird (Roth & Willimczik, 1999). Für die Verbesserung der Gruppe B von Messzeitpunkt 14' zu 18' ist eine logische Erklärung schwierig. Es gilt darauf hinzuweisen, dass die Gruppe B bei ihren Retentionsversuchen von Beginn weg sehr hohe Standardabweichungen vorzuweisen hat und sich diese Unregelmässigkeiten eventuell aufgrund der interindividuellen Unterschiede der Probanden einstellen.

Die Abweichung vom Ziel wird mit den zwei oben beschriebenen Ausnahmen bei beiden Gruppen über die Zeit immer grösser. Der proportionale Leistungsabfall hingegen sollte sich im Laufe der Zeit vermindern. Dies ist jedoch bei beiden Gruppen nicht der Fall. Auffallend ist, dass die Abweichung bei beiden Gruppen am Ende der zehnminütigen Retentionsphase mit den Wiederholungen ohne visuelles Feedback proportional wieder ansteigt. Im Vergleich mit der Theorie, welche im Review von Wixted (2004) beschrieben ist, nimmt in der hier vorliegenden Studie nicht nur die Pausendauer, sondern auch die Repetitionen ohne visuelles Feedback Einfluss auf den Leistungsabfall. Es könnte deshalb sein, dass diese Repetitionen für die proportionalen Anstiege der einzelnen Gruppen und den unkonventionellen Verlauf der Vergessenskurve verantwortlich sind.

5.6 Weiterführende Fragestellungen

Zu einer Verschlechterung der Leistung durch das Weglassen des visuellen Feedbacks kommt auch die Studie von Brown et al. (2003). Die Autoren konnten dabei unterschiedliche Ausprägungen feststellen. Während die Richtung und die Distanz einer Fahr-Zielbewegung gut behalten werden konnten, wichen die Probanden mit jeder Repetition immer ein wenig weiter weg vom ursprünglichen Startpunkt, bis sie am Schluss im Schnitt acht Zentimeter daneben lagen. Die Stabilität in der Richtung wird durch die erhaltenen Ergebnisse dieser Studie bekräftigt. Die Gruppe A lag beim Messzeitpunkt 10', nach 5x2 Wiederholungen ohne visuelles Feedback, 2.72° neben der anvisierten Linie, was einer rechtwinkligen Abweichung von 1.32cm zur Ziellinie entspricht. Die Gruppe B mit zehn Minuten Pause ohne Repetitionen hatte eine Abweichung von 2.03° oder 0.98cm. Diese Abweichungen scheinen im Vergleich mit den 8cm relativ klein und sprechen für einen geringen Leistungsabfall. Allerdings hatten die Probanden in der Studie von Brown et al. (2003) nur fünf Versuche mit visuellem Feedback, also keinen Trainingsblock, und mussten dann 70 Repetitionen ohne visuelles Feedback ausführen. In weiterführenden Studien könnte deshalb der Startpunkt nicht fixiert werden, was eventuell zu einer deutlicheren Ausprägung der Resultate führen könnte.

Wie bei der Studie von Cothros et al. (2009) gesehen, können sich unterschiedliche visuelle Feedbackformen sowohl bei gestörten als auch ungestörten Bewegungen differenziert auf den Stärkegrad der Interferenz auswirken. Aufgrund dieser Tatsache könnte es spannend sein, noch weitere Gruppen in einer allfällige Nachfolgestudie hinzuzufügen. Denn mit dem aktuellen Testdesign sind wir in der Lage, den Einfluss der zwei beschriebenen Mechanismen auf den Leistungsabfall zu vergleichen. Doch es ist kaum möglich, nur den Einfluss des mangelnden visuellen Feedbacks zu beziffern, weil in den zweiminütigen Pausen wohl auch ein Leistungsabfall stattfindet. Weitere Gruppen mit verschiedenen Feedbackarten bei den Retentionsmessungen, beispielsweise mit binärem Feedback oder mit manipuliertem visuellen Feedback, könnten helfen, um bezüglich dem Einfluss des Feedbacks zu weiteren, präziseren Aussagen zu kommen.

Weiter könnte eine Überprüfung der Resultate von Van Beers et al. (2002) spannende Ergebnisse liefern. Da in der hier ausgeführten Studie nur die Richtung und nicht die Distanz untersucht wurde, können keine Aussagen über die natürliche Gewichtung des sensorischen Inputs generiert werden. Da die Adaptationsaufgabe bei Van Beers et al. (2002) der Propriozeption

bessere Eigenschaften beim Bestimmen der Distanz einräumt, könnten mit einem abgeänderten Studiendesign, in welchem die Distanz der Bewegungen ebenfalls erfasst wird, auch bei ungestörten Fahr-Zielbewegungen Aussagen gemacht werden.

Die Bayesische Integration lässt vermuten, dass sich die Probanden bei den Retentionsmessungen aufgrund des fehlenden visuellen Feedback stark auf ihre während dem Training gemachten Erfahrungen verlassen. Viele Probanden gaben nach den Ausführungen ohne visuelles Feedback an, dass sie sich auf ihr Gefühl „verlassen“ mussten. In der Regel waren sie nach den Versuchen aber nicht in der Lage abzuschätzen, ob der absolvierte Versuch nun gut oder schlecht war. Die Kombination von Erfahrungen und dem propriozeptiven Feedback scheint jedoch für die auszuführende Bewegung relativ gut geeignet zu sein, wenn man bedenkt, dass die Probanden nur zirka einen Zentimeter Abweichung auf einer Distanz von knapp 30cm hatten. Wie stark die einzelnen Informationen gewichtet werden kann mit diesem Studiendesign allerdings nicht beantwortet werden.

Weiter fassen Arthur & Bennett (1998) in ihrem Review zusammen, dass Präzisionsaufgaben resistenter gegen einen Leistungsabfall sind als Geschwindigkeitsaufgaben. Da bei der Auswertung der Daten der Gruppe A und B keine signifikanten Resultate generiert werden konnten, könnte in einem erweiterten Testdesign eventuell mit einer Geschwindigkeitsmessung deutlichere Resultate erzielt werden.

5.7 Konkrete Verbesserungen der bestehenden Methode

Die Analyse der Ergebnisse und deren Vergleich mit der Wissenschaft hat zu möglichen Erklärungen und einigen Gedanken über die Grenzen dieser Studie hinaus geführt. In diesem abschliessenden Kapitel der Diskussion werden Verbesserungen formuliert, welche zu einer Optimierung des vorhandenen Testdesigns beitragen sollen. Als Erstes gilt es die Differenz in der Baselinemessung auszumerzen. Die Probanden wurden für die aktuelle Studie per Zufall eingeteilt. Um die Gruppen ausgeglichen zu gestalten könnte zuerst bei allen Probanden die Baselinemessung durchgeführt werden und anhand der Rangfolge dieser die Einteilung vorgenommen werden. Dies ist jedoch für die Probanden mit einem erheblichen Mehraufwand verbunden, da sie dafür zweimal zum Test erscheinen müssten. Eventuell hatte auch die Eingewöhnungsphase einen Einfluss auf die Baselinemessung. Weil bei der Eingewöhnungsphase die gleiche Bewegung ausgeführt wird wie bei der Baselinemessung kann bereits die Ange-

wöhnung zu individuellen Veränderungen führen. In einer Folgestudie wäre es ratsam die Gewöhnung an das Testdesign mit einer anderen Bewegung zu vollziehen. Bei Verwendung der gleichen Bewegung sollte mindestens eine gleichlange Pause wie bei den Retentionstest zwischen der Eingewöhnungs- und der Baselinemessung sein.

Der Leistungsabfall durch die Wiederholungen ohne visuelles Feedback nach 30 Trainingsversuchen ist in dieser Studie ersichtlich. Dies zeigt sich beim Messzeitpunkt 10', bei welchem die Gruppe B ohne Wiederholungen die Bewegung noch besser gespeichert hat. In einer weiterführenden Studie sollte mit zwei weiteren Testgruppe geprüft werden, welche Auswirkungen eine asymptotische Trainingsphase auf den Leistungsabfall der Bewegung hat.

Zudem sollte ebenfalls geprüft werden, ob die Wiederholungen der gleichen Bewegung ohne visuelles Feedback einen Einfluss auf die Konsolidierung der erlernten Bewegung haben. Um dies zu überprüfen müsste eine weitere Retentionsmessung frühestens vier Stunden nach der Trainingsphase durchgeführt werden. Hierzu müsste zusätzlich eine Kontrollgruppe geschaffen werden, welche nach der Trainingsphase gar keine Wiederholungen ohne visuelles Feedback ausführt. Schliesslich könnten mit manipuliertem Feedback bei den Retentionsmessungen noch ausführlichere und differenzierte Aussagen zum Einfluss des Feedbacks beim Verlernen von Bewegungen generieren werden.

6 Schlussfolgerungen

Die Abweichungen von ungefähr einem Zentimeter bei beiden Gruppen beim Messzeitpunkt 10' sind für Greifbewegungen auf einer Distanz von knapp 30cm ohne Sicht als gering einzustufen. In der Realität würden wir nach zehnminütiger Dunkelheit einen Lichtschalter demnach noch treffen, sofern wir unseren Körper nicht bewegen oder eine fixierte Ausgangsposition zur Verfügung hätten. Die Kombination aus Erfahrungen, wie sie bei den 30 Repetitionen in der Trainingsphase gesammelt wurden, und dem propriozeptiven Sinn scheint uns auch in Situationen ohne visuelles Feedback nicht im Stich zu lassen.

Beide in der Fragestellung formulierten Mechanismen führen zu einem Leistungsabfall einer erlernten visuomotorischen Bewegung. Die Ergebnisse zeigen, dass die Repetitionen ohne visuelles Feedback in den zehn Minuten nach dem Training zu einem grösseren, aber nicht signifikant unterschiedlichen Leistungsabfall führen. Bei der Extinktion durch Nichtgebrauch tritt der Abfall in der Studie nur bedingt auf, da sich die Gruppe A während der zehnminütigen Pause ohne Wiederholungen verbessern kann. Allerdings wurde der von der Trainingsphase gespeicherte motorische Befehl wohl während den ersten zehn Minuten durch die Repetitionen ohne visuelles Feedback verändert und lässt deshalb keine Aussage über die Extinktion durch Nichtgebrauch zu. Bei der Gruppe B fällt die Leistung durch den Nichtgebrauch in der zehnminütigen Pause nach dem Training um 82% ab. Verglichen mit kognitiven Leistungen würde das heissen, dass sich die Probanden von gelernten zehn Begriffen nach einer zehnminütigen Pause nur noch an deren zwei erinnern könnten! Die gelernte Leistung dieses Beispiels ist jedoch nicht mit dieser Studie zu vergleichen. Zehn Begriffe zu lernen ist für unsereins eine relativ simple Aufgabe, sich „blind“ an eine knapp 30 Zentimeter entfernte Linie zu verschieben mit nur ungefähr 0.5cm Endpunktabweichung gilt hingegen als schwierig. Werden die zweiminütigen Pausen zwischen den Repetitionen ohne visuelles Feedback ebenfalls als Pausen angeschaut, kann festgestellt werden, dass die gemessenen Leistungen dabei nicht den Erwartungen entsprechen. Entgegen der Theorie vermindert sich bei beiden Gruppen die Leistung nicht proportional, sondern die Abweichung nimmt mit den letzten Messungen wieder zu. Diese Zunahme kann ein Indiz dafür sein, dass die Repetitionen ohne visuelles Feedback den Leistungsabfall beschleunigen.

Die Auswirkungen der Wiederholungen derselben visuomotorischen Aufgabe ohne visuelles Feedback führen zu einer deutlichen Verschlechterung des erlernten Könnens. Nach 5x2 Wie-

derholungen mit jeweils zwei Minuten Pause dazwischen verlieren die Probanden 176% ihrer erlernten Leistung. Es gilt auch hier festzuhalten, dass die Performance am Ende des Trainings sehr gut war und die Endpunktabweichung bei nur 0.475cm lag, was mit ein Grund für diese hohe Prozentzahl sein kann. Dabei scheint die Kombination aus kurzen Pausen und Wiederholungen ohne visuelles Feedback besonders verheerend für die Leistungsentwicklung zu sein. Während sich die Gruppen bei der Baselinemessung in zehn aufeinanderfolgenden Repetitionen um 41% (Gruppe A) resp. 48% (Gruppe B) verschlechterten, fiel ihre Leistung in den Retentionsblöcken mit Repetitionen ohne Feedback um 176% resp. 70%. Bei der Analyse dieser Zahlen spielt zudem die dazwischen liegende Trainingsphase eine wichtige Rolle. Das Bewegungsmuster ist bei den Retentionsmessungen sicher besser gespeichert als bei der Baselinemessung und sollte deshalb resistenter sein. Hingegen führt eine präzisere Leistung am Ende der Trainingsphase zu einer proportional grösseren Verschlechterung bei gleicher Abweichung im Vergleich mit der Baseline. Aufgrund der absoluten Abweichungen der Gruppe A wird bestätigt, dass die Repetitionen ohne visuelles Feedback in Kombination mit Pausen gravierende Auswirkungen auf die Speicherung erlernter visuomotorischer Bewegung haben. Bei der letzten Baselinemessung der Gruppe A war die Abweichung mit 2.34° tiefer als beim Messzeitpunkt 10' mit 2.72° Abweichung. Und dies obwohl die Probanden vor dieser 10'-Messung in der Trainingsphase die Bewegung erlernt hatten, was durch das Plateau am Ende der Trainingsphase bestätigt wird.

Der menschliche Körper kann aufgrund mangelnder sensorischer Signale keine verlässlichen Berechnungen mehr ausführen. Sobald ein wichtiger Feedbackkanal fehlt, auf welchen beim Erlernen dieser Bewegung noch zurück gegriffen werden konnte, wird das System fehleranfällig. Die deutliche Verschlechterung der Gruppe A bei der 10'-Messung kann als Bestätigung für die Vorsteuerung (feedforward control) des forward models angesehen werden. Durch das fehlende visuelle Feedback kann die Differenz zum erwartenden Feedback nicht mehr berechnet werden. Somit ist eine korrekte Adaptation der Bewegung nicht möglich und es kann keine Verbesserung der Leistung stattfinden. Doch da die gelernte Bewegung nicht gestört wird sollte sie sich doch mindestens auf dem erlernten Level halten können? Dass dies nicht der Fall ist kann anhand des feedback-error learning model veranschaulicht werden. Der Endzustand der folgenden Bewegung kann ohne brauchbares Feedback nicht mehr korrekt geschätzt werden und diese fehlerhafte Annahme führt zu einer Diskrepanz. Durch diese Abweichung wird nach jeder Ausführung eine Fehlermeldung an das zu Beginn korrekte inverse

model geschickt. Dieses passt sich aufgrund der Fehlermeldung an und die Abweichung vom Ziel wird durch jede Repetition immer grösser.

Die vorliegende Studie zeigt, dass Repetitionen ohne visuelles Feedback mit dem erlernten Bewegungsmuster interferieren. Ein schlechtes sensorisches Feedback besitzt die Fähigkeit ein erlerntes Bewegungsmuster wieder zu zerstören, was einem korrekten und präzisen Feedback in der Bewegungslehre noch mehr Wichtigkeit einräumt. In der Realität der Bewegungslehre ist es jedoch sehr selten der Fall, dass sich der Mensch wie bei dieser Studie nur auf seine Propriozeption und Erfahrung verlassen kann. Aufgrund der Interaktion mit der Umwelt erhalten wir in der Regel ein brauchbares sensorisches Signal am Ende der Bewegung. Wenn beispielsweise ein Sportler im Dunkeln einen Rückwärtssalto ausführt, erhält er gleichwohl ein Feedback seiner Leistung sobald er den Boden wieder berührt. Landet er auf dem Bauch, drehte er zu langsam, landet er auf den Füßen, drehte er mit der richtigen Geschwindigkeit und wenn er auf dem Rücken landet hat er zu schnell gedreht. Um Bewegungen zu erlernen und zu behalten sollte der ausführenden Person deshalb immer das bestmögliche Feedback ermöglicht werden.

Abschliessend gilt es zu beachten, dass keine signifikanten Unterschiede bei den beiden Leistungsabfall-Mechanismen berechnet werden konnten und die vorliegenden Resultate somit nicht aussagekräftig sind. Weitere Studien mit einer grösseren Probandenzahl und einem verbesserten Untersuchungsdesign sollten durchgeführt werden, um die Auswirkungen der beiden Mechanismen auf den Leistungsabfall noch präziser beschreiben und vergleichen zu können.

Literatur

- Adams, J.A. & Dijkstra, S. (1966). Short-term memory for motor responses. *Journal of experimental psychology*, 71(2), 314–8.
- Arthur, J.W. & Bennett, J.W. (1998). Factors that influence skill decay and retention: A quantitative review and analysis. *Human Performance*, 11(1), 57–101.
- Baraduc, P., Lang, N., Rothwell, J.C. & Wolpert, D.M. (2004). Consolidation of dynamic motor learning is not disrupted by rTMS of primary motor cortex. *Current biology*, 14(3), 252–6.
- Bays, P.M. & Wolpert, D.M. (2007). Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *The Journal of physiology*, 578(2), 387–96.
- Birbaumer, N. (2010). Memory: Reconsolidation allows modification of motor memories. *Current biology*, 20(17), 709–10.
- Bock, O., Schneider, S. & Bloomberg, J. (2001). Conditions for interference versus facilitation during sequential sensorimotor adaptation. *Experimental Brain Research*, 138(3), 359–365.
- Bowditch, H. & Southard, W. (1880). A comparison of sight and touch. *The Journal of Physiology*, 3, 232–245.
- Brown, L.E., Rosenbaum, D.A. & Sainburg, R.L. (2003). Limb position drift: implications for control of posture and movement. *Journal of neurophysiology*, 90(5), 3105–18.
- Caithness, G., Osu, R., Bays, P., Chase, H., Klassen, J., Kawato, M., et al. (2004). Failure to consolidate the consolidation theory of learning for sensorimotor adaptation tasks. *The Journal of neuroscience*, 24(40), 8662–71.
- Censor, N., Dimyan, M. & Cohen, L. (2010). Modification of existing human motor memories is enabled by primary cortical processing during memory reactivation. *Current Biology*, 20(17), 1545–1549.
- Cothros, N., Wong, J. & Gribble, P.L. (2009). Visual cues signaling object grasp reduce interference in motor learning. *Journal of neurophysiology*, 102(4), 2112–20.
- Criscimagna-Hemminger, S.E. & Shadmehr, R. (2008). Consolidation patterns of human motor memory. *The Journal of neuroscience*, 28(39), 9610–8.
- Desmurget, M., Vindras, P., Gréa, H., Viviani, P. & Grafton, S.T. (2000). Proprioception does not quickly drift during visual occlusion. *Experimental Brain Research*, 134(3), 363–377.
- Franklin, D.W., So, U., Burdet, E. & Kawato, M. (2007). Visual feedback is not necessary for the learning of novel dynamics. *PloS one*, 2(12), e1336.
- Goedert, K.M. & Willingham, D.B. (2002). Patterns of interference in sequence learning and prism adaptation inconsistent with the consolidation hypothesis. *Learning & memory*, 9(5), 279–92.
- Hallett, M. (2000). Transcranial magnetic stimulation and the human brain. *Nature*, 406(6792), 147–50.

- Karni, A. & Sagi, D. (1993). The time course of learning a visual skill. *Nature*, 365, 250–2.
- Kawato, M., Furukawa, K. & Suzuki, R. (1987). A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biological cybernetics*, 57, 169–185.
- Krakauer, J.W., Ghez, C. & Ghilardi, M.F. (2005). Adaptation to visuomotor transformations: consolidation, interference, and forgetting. *The Journal of neuroscience*, 25(2), 473–8.
- Krakauer, J.W. & Shadmehr, R. (2006). Consolidation of motor memory. *Trends in neurosciences*, 29(1), 58–64.
- Lundbye-Jensen, J., Petersen, T.H., Rothwell, J.C. & Nielsen, J.B. (2011). Interference in ballistic motor learning: specificity and role of sensory error signals. *PloS one*, 6(3), e17451.
- Miall, R.C., Weir, D.J., Wolpert, D.M. & Stein, J.F. (1993). Is the cerebellum a smith predictor? *Journal of motor behavior*, 25(3), 203–16.
- Roth, K. & Willimczik, K. (1999). *Bewegungswissenschaft*. Reineck bei Hamburg: Rowolth Taschenbuch Verlag GmbH.
- Shadmehr, R. & Brashers-Krug, T. (1997). Functional stages in the formation of human long-term motor memory. *The Journal of neuroscience*, 17(1), 409–19.
- Shadmehr, R., Smith, M. a & Krakauer, J.W. (2010). Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annual review of neuroscience*, 33, 89–108.
- Shidara, M., Kawano, K., Gomi, H. & Kawato, M. (1993). Inverse-dynamics model eye movement control by Purkinje cells in the cerebellum. *Nature*, (365), 50–52.
- Shmuelof, L., Huang, V.S., Haith, A.M., Delnicki, R.J., Mazzoni, P. & Krakauer, J.W. (2012). Overcoming motor “forgetting” through reinforcement of learned actions. *The Journal of neuroscience*, 32(42), 14617–21.
- Smith, M.A., Ghazizadeh, A. & Shadmehr, R. (2006). Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning. *PLoS biology*, 4(6), e179.
- Van Beers, R.J., Wolpert, D.M. & Haggard, P. (2002). When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Current biology*, 12(10), 834–7.
- Wagner, M.J. & Smith, M.A. (2008). Shared internal models for feedforward and feedback control. *The Journal of neuroscience*, 28(42), 10663–73.
- Walker, M.P., Brakefield, T. & Hobson, J.A. (2003). Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature*, 425(9), 8–12.
- Wixted, J.T. (2004). On Common Ground: Jost’s (1897) law of forgetting and Ribot’s (1881) law of retrograde amnesia. *Psychological review*, 111(4), 864–79.
- Wolpert, D.M. & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature neuroscience*, 3, 1212–7.
- Wolpert, D.M. & Miall, R.C. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural networks*, 9(8), 1265–1279.
- Wolpert, D.M., Miall, R.C. & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in cognitive sciences*, 2(9), 338–47.

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Grafik und Text aus Brown et al., 2003.....	9
Abb. 2: Grafik und Text aus Wolpert & Miall, 1996.....	12
Abb. 3: Grafik und Text aus Miall et al., 1993.....	13
Abb. 4: Grafik und Text aus Wolpert & Ghahramani, 2000.....	15
Abb. 5: Grafik und Text aus Walker et al., 2003.....	20
Abb. 6: Grafik und Text aus Cothros et al., 2009.....	22
Abb. 7: Grafik und Text aus Lundbye-Jensen et al., 2011.....	24
Abb. 8: Grafik und Text aus Shmuelof et al., 2012.....	28
Abb. 9: Grafik und Text aus Adams & Dijkstra, 1966.....	29
Abb. 10: Mittelwerte der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jede Ausführung in der Eingewöhnungsphase.....	35
Abb. 11: Mittelwerte der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jede Ausführung der Baselinemessung.....	36
Abb. 12: Mittelwerte der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jede Ausführung in der Trainingsphase.....	37
Abb. 13: Mittelwerte und Standardabweichungen (Gruppe A: Positiv; Gruppe B: Negativ) der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für jeden Messzeitpunkt der Retentionsmessun- gen und die letzten zwei Trainingsversuche (0').....	38
Abb. 14: Mittelwerte und Standardabweichungen (Gruppe A: Positiv; Gruppe B: Negativ) der Abweichungen (in Grad) beider Gruppen für die zehn Baselinemessungen (Base), die letz- ten zwei Trainingsversuche (0') und die zwei Messungen nach zehn Minuten (10').....	39
Abb. 15: Prozentuale Veränderung der Abweichung im Vergleich mit dem vorangehenden Messwert. Referenzwert für 2' ist 0'.....	40

Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Ablauf der Testmessungen. EinP: Eingewöhnungsphase. BL: Baselinemessung. TP: Trainingsphase. OL: Online-Feedback. EP: Endpunktfeedback.....	32
Tab. 2: Zusammenhang von Wahrscheinlichkeit p und Signifikanz.....	34

Persönliche Erklärung und Urheberrechtserklärung

„Ich versichere, dass ich die Arbeit selbstständig, ohne unerlaubte fremde Hilfe angefertigt habe. Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäss aus Veröffentlichungen oder aus anderweitig fremden Quellen entnommen wurden, sind als solche kenntlich gemacht.“

Ort, Datum

Unterschrift

„Der/die Unterzeichnende anerkennt, dass die vorliegende Arbeit ein Bestandteil der Ausbildung, Einheit Bewegungs- und Sportwissenschaften der Universität Freiburg ist. Er/sie überträgt deshalb sämtliche Urhebernutzungsrechte (dies beinhaltet insbesondere das Recht zur Veröffentlichung oder zu anderer kommerzieller oder unentgeltlicher Nutzung) an die Universität Freiburg.“

Die Universität darf dieses Recht nur im Einverständnis des/der Unterzeichnenden auf Dritte übertragen.

Finanzielle Ansprüche des/der Unterzeichnenden entstehen aus dieser Regelung keine.

Ort, Datum

Unterschrift